STUDIEN ÜBER SCHWANKUNGEN DES OSMOTISCHEN DRUCKES DER KÖRPERFLÜSSIGKEIT BEI DAPHNIA MAGNA

(MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DER ANPASSUNGSERSCHEINUNGEN)

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER UNIVERSITÄT LEIPZIG

VORGELEGT VON

HANS FRITZSCHE

AUS LEIPZIG

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

1915

DRUCK VON JULIUS KLINKHARDT IN LEIPZIG

Angenommen von der III. Sektion auf Grund der Gutachten der Herren Woltereck und Pfeffer.

Leipzig, 3. August 1914.

Der Prokanzellar
Kirchner.

Sonder-Abdruck aus: „Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie". — Verlag von Dr. Werner Klinkhardt in Leipzig.

Meinen lieben Eltern gewidmet.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546828_0020

Studien über Schwankungen des osmotischen Druckes der Körperflüssigkeit bei Daphnia magna.

(Mit besonderer Berücksichtigung der Anpassungserscheinungen.)

Von

Hans Fritzsche (Leipzig).

Mit 20 Figuren im Text.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 1
Methode S. 3. — Schwierigkeiten S. 8. — Biologische Wertung des osmotischen Druckes S. 10.
Kap. 1. Einflüsse der Temperatur 19
Kap. 2. Einflüsse der Ernährung 37
1. Zusammensetzung des Blutes S. 37. — 2. Eigene Untersuchungen S. 46.
Kap. 3. Einflüsse der Konzentrationsänderung des äußeren Milieus 60
1. Bisherige Ergebnisse S. 60. — 2. Eigene Untersuchungen S. 65. — 3. Vergleiche mit anderen Anpassungsversuchen S. 76.
Kap. 4. Bedeutung des Entwicklungsstadiums 82
1. Bisherige Ergebnisse S. 82. — 2. Eigene Untersuchungen S. 95. Längenmessungen S. 110. — 3. Wahrscheinlicher Verlauf der Binnendruckschwankungen einer Daphnide (ontogenetische Kurve) S. 117.
Zusammenfassung 121
Literaturverzeichnis 124
Anmerkungen 128

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit über die Schwankungen des osmotischen Druckes der Körperflüssigkeit bei Daphniden wurde im Zoologischen Institut der Universität Leipzig ausgeführt und verdankt ihre Entstehung einer Anregung des Herrn Prof. Dr. Woltereck, der die

Ausführung dieser, durch die von Drucker und Schreiner erfundenen Methodik erst möglich gewordenen Untersuchungen dem Verfasser vorschlug.

Es war die Aufgabe gestellt, durch kryoskopische Messungen mit Hilfe von Experiment und Beobachtung festzustellen, innerhalb welcher Grenzen und nach welchen Gesetzen sich die Schwankungen des osmotischen Druckes der Binnenflüssigkeit der Daphniden vollziehen.

Der Neuheit dieser Art des experimentellen Arbeitens an Daphniden mit einer bisher unbekannten Methode entsprechend, mußten diese Untersuchungen als ein Vorstoß in ein bisher noch ziemlich — wenigstens in bezug auf Süßwasser-Cladoceren — unbekanntes Gebiet aufgefaßt und demgemäß auch mit besonderer Vorsicht in Angriff genommen werden. Es durfte darum auch nicht wundernehmen, wenn sich im Laufe der Untersuchungen häufig unerwartete Schwierigkeiten einstellten, die manchmal die exakte Durchführung der Versuche in Frage zu stellen drohten.

Zunächst war die Messung des osmotischen Druckes der Daphniden unter dem wechselnden Einfluß von Nahrung, Temperatur und Konzentrationsänderungen des äußeren Milieus in Aussicht genommen. Es traten aber im Laufe der Untersuchungen soviel neue Gesichtspunkte vor den Blick, und es drängten sich so mannigfache und unvorhergesehene Fragen dem Experimentator auf, daß manches nicht zu der völligen, eindeutigen Klarheit gebracht werden konnte, die beabsichtigt war. Die vorliegenden Untersuchungen sind Vorstöße in ein neues Land, die in großen Umrissen die wichtigsten Erkenntnisse zeigen sollen, auf deren Grundlage man weiter bauen kann.

Zur Durchführung der Messungen erwies sich unter den vielen Cladoceren infolge ihrer Häufigkeit und relativen Größe Daphnia magna, die ich aus Tümpeln und zoologischen Handlungen meist leicht erhalten und auch in Zuchtgläsern ziehen konnte, als das geeignetste Untersuchungsmaterial. Auch bietet diese Art den Vorteil, daß über ihr Auftreten, ihre Erscheinungsweise und ihre Veränderungen schon viel bekannt ist, so daß es häufig nicht schwierig war, die gefundenen Resultate mit den Ergebnissen der biologischen Forschung in einen gewissen Einklang zu bringen. Die

Daphniden sind auch insofern als besonders günstige Versuchsobjekte zu betrachten, als die Körperflüssigkeit, wie man schon äußerlich erkennen kann, sehr großen Schwankungen infolge der Ernährung in ihrer Zusammensetzung unterworfen ist. Da ferner das männliche und weibliche Geschlecht innerhalb eines Tieres im Ovarium bestimmt wird, ohne daß ein anderes Tier mitwirkt, so ergab sich die Möglichkeit, festzustellen, ob etwa die wechselnde Blutbeschaffenheit einen Einfluß auf die Eibildung geltend macht. —

Zur Herstellung von konzentrierteren Wässern für Anpassungsversuche bediente ich mich — sofern nicht ausdrücklich etwas anderes vermerkt ist — des Zusatzes von Mittelmeerwasser, wie es zur Speisung der Becken des Instituts verwandt wird, zum Aquariumwasser. Für konstante Temperaturen wurde durch Heizbecken, die mit Wasser gefüllt waren, gesorgt.

Es sei mir gleich an dieser Stelle gestattet, meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Woltereck, für die mir jederzeit in so reichem Umfang zuteil gewordene Unterstützung und vielseitige Anregungen meinen besten Dank zum Ausdruck zu bringen. Herrn Geheimrat Prof. Dr. Carl Chun, der leider inzwischen verstorben ist, verdanke ich die gütige Erlaubnis zur Durchführung der Untersuchungen. Den Herren Privatdozenten Dr. Steche und Dr. Hempelmann danke ich für ihr Interesse an meiner Arbeit. Herrn Prof. Dr. Drucker bin ich für liebenswürdige Einführung in die von ihm ausgearbeitete Methode, Herrn Dr. Rother und Herrn Dr. Groß für freundliche Unterstützung bei der mikrospektroskopischen Untersuchung des Blutes zu bestem Dank verpflichtet, Herrn Dr. Wagler desgleichen für manchen freundlichen Rat und Herrn Dr. Grimpe für das Lesen der Korrekturen während meiner Teilnahme am Feldzuge.

Methode.

Angesichts der Tatsache, daß die hier wiedergegebenen Resultate mit Hilfe einer Methodik gewonnen wurden, die für biologische Zwecke in diesem Zusammenhange noch nicht verwendet worden ist, sei es gestattet, in Anlehnung an die ausführliche Versuchsbeschreibung, die Carl Drucker und Erling Schreiner im Biologischen Zentralblatt gegeben haben, einen kurzen Umriß zu geben, in welcher Weise ich die Methode verwandte. Ich begnüge mich mit einer einfachen, knappen Darstellung, da in der Abhandlung der

Erfinder der Methode schon auf die feineren Einzelheiten und Versuchsvorteile der Apparatur eingegangen ist.

Ich benutzte ein Weinholdsches Gefäß von etwa 10 cm lichter Weite und 20 cm innerer Höhe, das nach Vorschrift mit einer 20%igen Glyzerinlösung gefüllt war. Aus einem etwas höher stehenden, mit

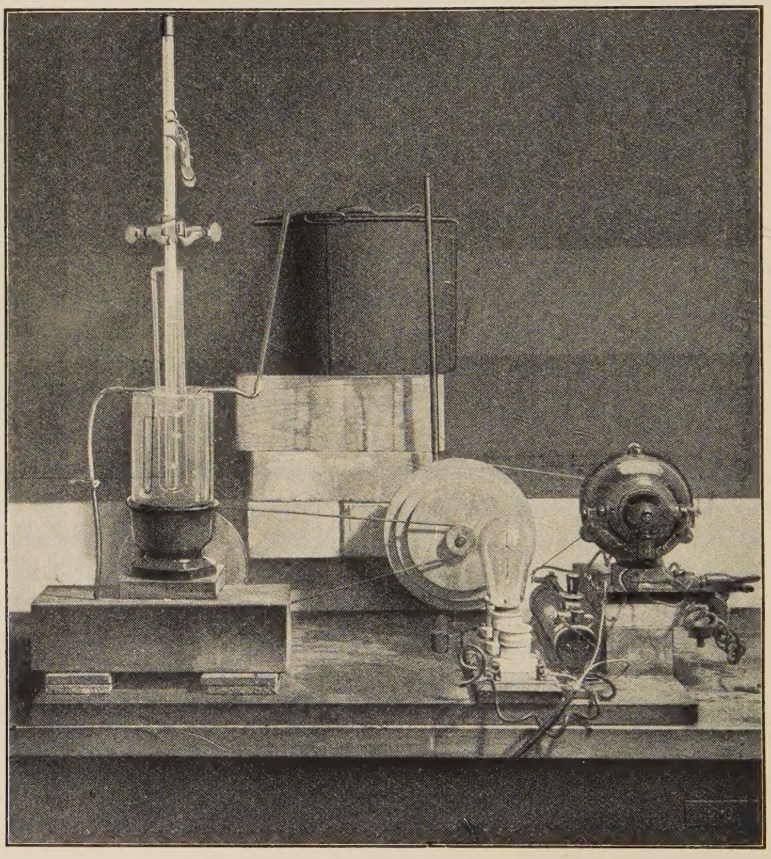

Fig. 1 (Erklärung im Text).

einer aus gestoßenem Eis und rotem Viehsalz bestehenden Kältemischung gefüllten Behälter wird in einer, um den inneren Rand des Weinholdschen Gefäßes gewundenen Glasröhre eine Kühlflüssigkeit geleitet. Sie kühlt die Glyzerinlösung auf die gewünschte Temperatur unter den Nullpunkt ab. Ein elektrisch betriebener, ringförmiger Rührer aus Glasrohr bringt die Glyzerinflüssigkeit durch

ständiges Rühren in vertikaler Richtung überall auf die gleiche Temperatur. Ein Lampenwiderstand gestattet durch Aus- und Einschalten der Lampen in bequemster Weise die Geschwindigkeit des Rührers zu regulieren. Mitten in die auf diese Weise gekühlte Glyzerinflüssigkeit, ist von oben her frei ein Beckmann-Thermometer mit $^1/_{50}$ Teilung eingesenkt, dessen Quecksilberkugel sich etwa in der Mitte des unteren Drittels der Glyzerinlösung befindet. An diese Quecksilberkugel wird mit Hilfe eines kleinen Gummifädchens das die zu untersuchende Blutmenge enthaltende Versuchsröhrchen angebracht, das die Form einer gewöhnlichen Schmelzpunktskapillare

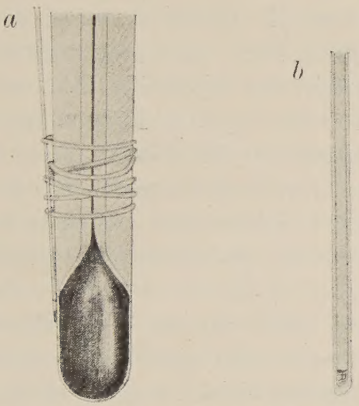

Fig. 2. *a* Quecksilberkugel mit durch Gummifaden befestigter Schmelzpunktskapillare. *b* Kapillare (Vergr. $2^1/_2 : 1$).

hat, möglichst dünnwandig ist und in seinem unteren Ende etwa 1 mm lichte Weite besitzt (Fig. 2b).

Es erwies sich als nachteilig, wenn die durch das Zuschmelzen dieser Kapillaren entstandenen, die Röhre nach unten abschließenden, kleinen Glaskugeln, auf denen die zu untersuchende Flüssigkeit lag, sehr groß waren; dagegen war es für die Beobachtung vorteilhaft, wenn der Boden der Kapillare etwas abgeschrägt war, so daß nach unten hin die Flüssigkeitsmenge in eine dünnere Lamelle auslief. Aus nebenstehender Figur wird die ganze Versuchsanordnung leicht ersichtlich (Fig. 1).

Die Gewinnung des Daphnidenblutes geschah auf folgende Weise. Das auf seinen osmotischen Binnendruck zu untersuchende Tier wurde mit Hilfe einer größeren Glasröhre aus der Kultur heraus-

gefangen und auf eine Glasplatte gelegt, deren Rückseite, der besseren Betrachtung halber, mit weißem Lack überzogen war. Sollte das Tier auf die Ausbildung seines Fettkörpers oder seiner äußerlichen Form hin unter dem Mikroskop untersucht werden, so geschah das jetzt, bevor das Blut entnommen wurde. Auf der Glasplatte wurde das Tier nun mit Hilfe von Fließpapier sehr sorgfältig abgetrocknet, wobei natürlich auch die kleinsten Flüssigkeitsmengen abgesaugt wurden. Insbesondere mußte zwischen den Schalenrändern und den Füßen das Wasser ganz sauber entfernt werden. War das Tier dann äußerlich nach Möglichkeit trocken, so wurde ihm die Antenne ganz kurz am Rumpf mit einer scharfen, spitzen Schere abgeschnitten. An diese Wunde, durch die natürlich sofort die Körperflüssigkeit austrat, wurde eine ganz feine, zart ausgezogene Kapillare geführt, in der durch Kapillarwirkung rasch das Blut anstieg. Hatte ich es mit einem größeren Tier zu tun, so genügte meist die auf diese Weise gewonnene Flüssigkeitsmenge, da größere Tiere natürlich auch größere Flüssigkeitsmengen austreten lassen. Bei kleineren Individuen mußte aber durch ganz vorsichtiges Drücken auf den Rumpf ein Teil der im Körper noch enthaltenen Flüssigkeit herausgepreßt werden.

Die größte Vorsicht muß darauf verwandt werden, nicht den Darm zu verletzen, um das Blut nicht zu verunreinigen. Allerdings ist es bei kleineren Tieren nicht zu vermeiden, daß dem Blut hin und wieder einmal trotz größter Vorsicht doch etwas Darminhalt beigemengt ist.

Ist nun genügend Blut in die feine Kapillare übergetreten, so führt man diese in das unten zugeschmolzene Untersuchungsröhrchen und bringt durch Schleudern die Körperflüssigkeit der Daphnia aus der feineren Kapillare zum Übertritt in die Schmelzpunktskapillare. Ist die Überführung gelungen, so daß die Schmelzpunktskapillare etwa 1—3 cmm Blut enthält, so kommt sie in eine starke Kältemischung, die das Blut zum Gefrieren bringt. Hat man relativ wenig Blut, so kann die ganze Flüssigkeit durchfrieren, wenn aber eine größere Quantität zur Verfügung steht, so empfiehlt es sich, das Blut nicht ganz durchfrieren, sondern es nur zum Anschießen von größeren Eisnadeln kommen zu lassen. Man erreicht das nach einiger Übung leicht dadurch, daß man die Kapillare nur eine bestimmte, kurze Zeit in die Kältemischung taucht oder dadurch, daß man, wenn die Flüssigkeit zu stark durchfroren ist, durch Berühren mit dem Finger wieder

einiges Eis zum Auftauen bringt. Bei kleineren Blutmengen ist es aber nicht nur sehr selten möglich, es zur Ausbildung von Eiskristallen kommen zu lassen. Hier friert die ganze Blutmenge zu rasch durch.

Für die Einheitlichkeit der Resultate einer Versuchsreihe war es von größter Wichtigkeit, möglichst nur gleiche Volumina der Körperflüssigkeit und Kapillaren mit dem gleichen, lichten Durchmesser am unteren Ende zu nehmen. Bei ganz kleinen Flüssigkeitsmengen schadet dann ein vollkommenes Durchfrieren nicht.

Das durchfrorene Schmelzpunktsröhrchen mit der Blutflüssigkeit wird nun in die unter 0° C vorgekühlte Glyzerinlösung des Weinholdchen Gefäßes gebracht und am Thermometer befestigt und zwar derart, daß Blutflüssigkeit und Quecksilberkugel auf gleicher Höhe sind (siehe Fig. 2). Darauf läßt man durch langsames Rühren unter dem Einfluß der Zimmerwärme die Temperatur der Glyzerinlösung und damit die der Blutflüssigkeit steigen, stellt dann rechtzeitig, etwa 0,05° C unter dem durch einen Vorversuch annähernd festgestellten Schmelzpunkt den Rührmechanismus ab und beobachtet nun mit der Lupe das Verschwinden der letzten Eiskristalle.

Diese Art der Schmelzpunktsuntersuchung ist etwas gröber, da das von den Erfindern angegebene, genauere Verfahren — ca. 0,1° C unterhalb des vermuteten Schmelzpunkts ist mit Hilfe einer Kapillarpipette die Flüssigkeit auf einen unten in der Röhre festgefrorenen Eispfropf zu bringen und dann das Wegschmelzen der angeschossenen Eiskristalle zu beobachten — aus technischen Gründen nicht angewendet werden konnte. Bei der geringen zur Verfügung stehenden Blutmenge, die zumeist ziemlich fest an der Kapillarenwand haftete, war nämlich eine Überführung in die Schmelzpunktskapillare am Thermometer ohne Schleudern nicht möglich. Es wurde also zur Bestimmung, aus technischen Gründen, nur das Verfahren angewandt, das Drucker und Schreiner für die Schmelzpunktsbestimmung des Wassers angeben, nämlich das Verschwinden der letzten Eisspuren zu beobachten.

Nach langer Übung bekommt man eine gewisse Fertigkeit in der Durchführung der Versuche; insbesondere wird der Blick für die Vorgänge des Schmelzens sehr geschärft, so daß man unter Berücksichtigung der vorhandenen Eismenge schon bei der ersten Bestimmung der Depression einer Flüssigkeit mit einiger Sicherheit den Schmelzpunkt des zu untersuchenden Materials während des Ver-

suchs vorausahnen kann. Dieses rechtzeitige Erkennen ist von Vorteil für die Abstellung des Rührens während des Versuchs.

Den Nullpunkt legte ich fest durch Bestimmung des Schmelzpunktes destillierten Wassers oder einer 0,3 molaren Harnstofflösung, deren Gefrierpunkt bei $-0{,}56^0$ C liegt.

Da man mit Hilfe der Ableselupe am Thermometer auch noch tausendstel Grade mit ziemlicher Genauigkeit schätzen kann, so läuft man leicht Gefahr, diese geringen Temperaturunterschiede als exakt und unbeeinflußbar zu betrachten und die Depression darnach auszurechnen. Es zeigt sich aber bei wiederholter Prüfung, daß eine größere Genauigkeit als auf hundertstel Grad (und auch hier ist noch ein Schwanken möglich) nicht erzielt werden kann. Es ist daher nicht angebracht, solange nicht ein konstantes gleichförmiges Ansteigen des Thermometers gewährleistet ist, Resultate auf tausendstel Grade genau anzugeben. Vorliegende Zahlen sind alle auf hundertstel Grad nach der üblichen Methode abgerundet.

Die gefundenen Gefrierpunktserniedrigungen sind jeweils mit Δ bezeichnet.

Schwierigkeiten.

Anfangs schienen Schwierigkeiten mannigfacher Art die exakte Durchführung der Versuche sehr in Frage zu stellen. Insbesondere war es die Methodik, in die man sich erst individuell einarbeiten muß und deren Fehlerquellen erkannt werden müssen, da es z. B. häufig sehr schwierig ist, die jeweilig richtigen Augenblicke zum Einstellen des Rührens abzupassen. Auch lernte ich es erst im Laufe der Zeit, den Daphniden durch einen günstigen Schnitt möglichst viel Blut zu entnehmen, ohne doch — so weit es sich vermeiden läßt — den Darminhalt mit in die Kapillare zu saugen. Weiterhin wurde es mir erst nach einigen Fehlschlägen klar, wie ungeheuer wichtig es ist, daß in jeder Versuchsreihe annähernd gleiche Volumina von Körperflüssigkeit genommen werden und daß diese auch in annähernd gleichem Grade zur Eisausscheidung kommen. Denn die Art der Eisabscheidungen ist von fundamentaler Wichtigkeit für die Richtigkeit der Resultate. Kommt es nämlich bei einer Lösung infolge zu starker Vorkühlung zu einem gänzlichen Durchfrieren der Flüssigkeit oder wenigstens zu einem Ausfrieren zu großer Mengen reinen Lösungsmittels in Gestalt von Eis, so bedeutet das eine stärkere Konzentrierung der Lösung. Es ändert sich unter Umständen demnach der

osmotische Druck nicht unbedeutend. Andernteils aber zeigt sich, daß Flüssigkeiten mit stark ausgefrorenem Lösungsmittel beim Auftauen hinter dem Anstieg des Thermometers stark „nachhinken", eine Notwendigkeit, die ohne weiteres einleuchtet, wenn man sich klar macht, daß zum Schmelzen einer bestimmten Eismenge zu gleicher Zeit nur halb soviel Kalorien gebraucht werden als zum Schmelzen einer doppelt so großen Menge Eis. In beiden Fällen steigt aber das Thermometer gleich schnell; es wird also schon höher stehen, wenn in der stark durchfrorenen Flüssigkeit gerade die letzten Kristalle verschwinden, als bei der Flüssigkeit, deren Eismenge nur halb so groß ist, da ja in beiden Fällen der Schmelzwärmeverbrauch ein ganz verschiedener ist.

Um also mit minimalen Eismengen zu arbeiten, muß man in der Kapillare durch ganz rasches und kurzes Eintauchen nur äußerst zarte Eisnadeln ausfrieren lassen oder man bringt die Eismenge durch Berührung mit dem Finger soweit zum Abschmelzen, daß gerade nur noch eine Spur von Eis zu sehen ist, an die dann beim Eintauchen in die kalte Glyzerinlösung wieder Eisnadeln anschießen. Beides erfordert einige Übung. Diese Vorsichtsmaßregeln sind insbesondere dann zu beobachten, wenn es sich um relativ wenig verschiedene Depressionen oder um verschieden große Flüssigkeitsmengen handelt. Drucker würdigt in seinem Aufsatz diese Schwierigkeiten einer klaren Überlegung, auf die ich verweise.

Des weiteren erwies es sich als äußerst wichtig, daß beim Überführen aus der engen Kapillare in die Schmelzpunktskapillare das Blut nicht verunreinigt wird. Da es ziemlich schwierig ist, ohne großen Verlust durch Anhaften an der Glaswand und durch Zurückbleiben der Blutflüssigkeit in der Haarkapillare die Flüssigkeit zu überführen, so blies ich anfangs das Blut durch die Haarkapillare in die Schmelzungskapillare. Es stellte sich aber bald heraus, daß durch die Berührung der Flüssigkeit mit der Kohlensäure der Atemluft, sich der Schmelzpunkt nicht unwesentlich verändern kann. Ich führte die Überführung darum später immer durch intensives Schleudern aus.

Als eine Fehlerquelle von nicht unerheblicher Bedeutung aber kann sich das Ansteigen des Thermometers erweisen, da sich dasselbe nicht gleichmäßig, sondern ruckweise in kleinen Abständen vollzieht. Es ist also nicht möglich, mit absoluter Konstanz bei der jetzigen Versuchsanordnung gleiche Werte zu erzielen, da selbst

das leiseste, unvorsichtige Rütteln oder ein Wechsel in der Art des Rührens den Quecksilberstand nicht unwesentlich beeinflussen kann.

Insbesondere aber erweist sich das rechtzeitige Einstellen der Rührung von weittragender Bedeutung für die Bestimmungen, da z. B. ein zu lange andauerndes und zu schnelles Rühren den Schmelzpunkt wesentlich höher erscheinen lassen kann, als er sich bei langsamem Rühren präsentieren würde. Andererseits aber steigt das Thermometer — da mit der Länge der Zeit die Temperaturintervalle in gleichen Zeitabständen nach dem Einstellen des Rührens wesentlich zunehmen — auch zu hoch, wenn die Rührung zu zeitig abgestellt wurde. Es ist also eine Unmöglichkeit, die Beobachtungen von einem gewissen Grad persönlicher Willkür frei zu machen, und so muß man denn selbst — da ja die ganze Methode ziemlich individuell ist — trotz der augenscheinlichen Richtigkeit die erhaltenen Resultate einer berechtigten, zur Vorsicht mahnenden Kritik unterziehen.

Erschwert wird aber die Bestimmung der Depression auch durch die Inkonstanz des Nullpunktes. Es zeigt sich nämlich, daß der jeweils festgelegte Nullpunkt auf längere Zeit hinaus nicht konstant bleibt, sondern sich verschiebt. Zumeist sinkt er langsam. So macht es sich dann häufig notwendig — um ganz sicher zu gehen — den Nullpunkt am Anfang und am Ende jeder Versuchsreihe zu bestimmen. Bei gleichmäßigem Arbeiten fällt diese Erscheinung allerdings manchmal innerhalb die Fehlergrenzen der ganzen Methode.

Da bisweilen der Schmelzpunkt des destillierten Wassers bei der ersten Bestimmung etwas höher liegt als bei der zweiten und bei der dritten wieder höher als bei der zweiten (eine Erscheinung, die auf dem Entweichen gasförmiger Verunreinigungen zu beruhen scheint), so erwies es sich als praktisch, nach dem Vorschlage Druckers zur Festlegung des Nullpunktes eine 0,3 molare Harnstofflösung ($\Delta = -0{,}56^0$ C) oder 0,1 molare NaCl-Lösung (Δ nach Loomis $= -0{,}348^0$ C) zu benutzen.

Biologische Wertung des osmotischen Druckes.

Alle diese Erscheinungen machten die Bestimmungen häufig sehr mühsam und zeitraubend. Immerhin glaube ich aber, daß man die Fehlergrenzen sehr einschränkt, wenn man nach Möglichkeit immer in gleicher Weise arbeitet und sich auch im klaren über die Fehler ist, die man begehen kann.

Eine eingehendere biologische Würdigung des Binnendruckes der Körperflüssigkeit der Tiere, als dessen Hauptkomponente man den osmotischen Druck aufzufassen hat, ist erst der neueren Forschung vorbehalten gewesen. Zwar war schon seit langem bekannt, daß jeder Organismus, der sich im Wasser aufhält, in größerem oder geringerem Maße sich in bezug auf seine Lebenstätigkeiten in Abhängigkeit von dem Milieu befindet, in dem er lebt, und daß er mehr oder minder deutliche Veränderungen aufweist, wenn die äußeren Einflüsse merklich verändert werden. Den Grad dieser Abhängigkeit und ihr Wirken im Lebensgeschehen eines Tieres aufzudecken, war das Ziel moderner Forschung, vor allem, da sich mit immer größerer Deutlichkeit die Einsicht geltend machte, daß hier der Schlüssel zu manchen biologischen und morphologischen Erscheinungen der Wassertierwelt zu liegen schien. Auch ließ sich die Frage aufwerfen, ob sich Wassertiere von diesem Einfluß des äußeren Mediums deutlich unabhängig machen können, und wie sich etwa im Laufe der Zeit diese Unabhängigkeit bei einzelnen Tierarten entwickelt haben könnte.

Dieser Anschauung, daß zwischen der Körperflüssigkeit und dem äußeren Medium gewisse Beziehungen bestehen müssen, gab schon Bernard Ausdruck: „Chez tous les êtres vivants le milieu intérieur qui est un véritable produit de l'organisme, conserve des rapports nécessaires d'échanges et d'équilibres avec le milieu cosmique extérieur; mais à mésure que l'organisme devient plus parfait, le milieu organisme se spécialise et s'isole en quelque sorte de plus en plus du milieu ambiant." Und weiter schreibt er: „Les manifestations vitales des animaux ne varient que parce que les conditions phisico-chimiques de leurs milieux internes varient." Doch diese „milieux internes" sind eben abhängig von ihrer Umgebung, von Ernährung und Temperatur.

Im Rahmen dieser Abhandlung soll jedoch im Wesentlichen kurz nur auf neuere, insbesondere an niederen Organismen vorgenommene Untersuchungen über die biologische Bedeutung des Binnendruckes eingegangen werden.

Der erste Forscher, welcher der modernen Biologie in lichtvollen Darlegungen das Verständnis für die Wichtigkeit des osmotischen Druckes im Leben von Pflanze und Tier nahe brachte, war Pfeffer. Er konnte einwandfrei konstatieren, daß der osmotische Druck der Pflanzenzellen einen hohen Wert — mindestens 2 Atmosphären —

aufweist, und daß derselbe an sich nicht konstant ist, sondern im Laufe der Zellentwicklung bei den einzelnen Zellen sich ändert, aber auch, wenn es sich z. B. um Wasserpflanzen handelt, je nach der Zusammensetzung des äußeren Milieus großen Schwankungen ausgesetzt ist. An Beispielen ließ sich klar belegen, daß es durchaus nicht gleichgültig für die Pflanze ist, welchen osmotischen Druck sie in ihrem Zellsaft besitzt, sondern daß sie einen Überschuß an osmotischem Druck gegenüber dem äußeren Milieu, den sogenannten „Überdruck", aufweisen muß. Dieser Überdruck ist für die Statik der Zelle und das ganze Wachstumsgeschehen von größter Wichtigkeit.

Ausgedehnte Untersuchungen zeigten aber, daß es für einen Organismus nicht genügt, nur einen bestimmten Überdruck zu besitzen, sondern daß der osmotische Druck der Zellflüssigkeit auch je nach den wechselnden Bedingungen, unter denen eine Pflanze lebt, regulierbar sein muß, um das Fortbestehen eines Organismus bei schwankenden Außenbedingungen nicht zu gefährden. Schwankungen des osmotischen Binnendruckes stellen sich aber nicht nur unter dem Einfluß des äußeren Mediums ein, sie treten auch im Innern der Zelle infolge eines der wichtigsten Prozesse des Lebens der Pflanze, des Wachstums, ein.

Diese ganz allgemeinen Andeutungen geben einen ungefähren Begriff von dem großen Werte der Bestimmungen der Erscheinungen und Schwankungen des Binnendruckes für die Aufhellung vieler physiologischer Fragen bei Tier und Pflanze. Insbesondere ist bei den niederen Tieren der Binnendruck, und zwar sowohl der in den Zellen, als auch besonders der in den Körperflüssigkeiten herrschende, für das Leben von größter Bedeutung. Allerdings wird sich ein klares Bild seiner Wichtigkeit erst dann ergeben, wenn wir uns durch exakte Messungen der Druckunterschiede über allgemeine Vermutungen und Vorstellungen hinaus erheben.

Bei den Tieren, insbesondere bei allen, die auf das Wasser als Lebenselement angewiesen sind und mit demselben in enger Wechselbeziehung stehen, ist hauptsächlich eine Flüssigkeit wichtig, die zu sämtlichen Organen eines Organismus in Beziehung steht: die Körperflüssigkeit, das Blut. Wir wissen, in wie weitgehendem Maße niedere Organismen in bezug auf Form, Volumen, physiologischen Zustand, und damit zusammenhängend Wachstum und Fortpflanzung, von dem osmotischen Druck ihrer Körpersäfte abhängig sind, und wie die Zellen leiden, wenn der normale Druck des „milieu

intérieur", wie Claude Bernard das die Gewebeelemente umspülende Medium genannt hat, sich plötzlich ändert. Darum ist für uns die Kenntnis des osmotischen Binnendruckes auch in biologischer Hinsicht von weittragender Bedeutung.

Nun ist hier in diesem Zusammenhang zunächst kurz einer Erscheinung zu gedenken, die den Organismus befähigt, in mehr oder minder ausgesprochenem Grade die Wirkungen von Veränderungen der Außenwelt auf den osmotischen Druck innerhalb bestimmter Grenzen aufzuwiegen und sich in einem gewissen Gleichgewichtsverhältnis zum Außenmedium zu halten. Es ist das die sogenannte „Osmoregulation". Von welch großer Wichtigkeit diese Fähigkeit für niedere Organismen ist, erhellt aus mancherlei Erscheinungen. Es wird dies z. B. evident in dem Einfluß, den die Temperatur auf den Stoffwechsel hat. Die Stoffwechselvorgänge sinken in ihrem Verlauf bei den meisten niederen Tieren in der Kälte auf ein Minimum und steigern sich in der Wärme häufig zu großer Intensität. Wäre es einem Organismus nun absolut unmöglich, durch Regulationsvorgänge mannigfacher Art sich mehr oder minder den jeweiligen Einflüssen anzupassen, so würde er ein vollkommener Spielball der verschiedenartigen Bedingungen der Außenwelt sein, und seine Existenz wäre häufig abhängig von Zufälligkeiten, insofern als das Tier unter Umständen schon geringfügigen Veränderungen unterliegen müßte.

Noch manch anderes Beispiel läßt sich anführen. So muß es dem Organismus u. a. bis zu einem gewissen Grade auch möglich sein, den Einfluß eines veränderten Salzgehaltes in einem neuen Milieu zu kompensieren. Wie wäre es sonst denkbar, daß Organismen, die sich in den verschiedensten Gewässern finden, aus einem Medium in ein anderes übergehen können, ohne ernstlich Schaden zu leiden. Dem Einwand, der hier nahe liegt, ob denn überhaupt Wechsel des osmotischen Druckes eines Organismus mit Störungen der Lebensprozesse notwendig Hand in Hand gehen muß, läßt sich durch die Tatsache begegnen, daß sich bei Mediumwechsel Schwellungen und Schrumpfungen der ganzen Körpersubstanz einstellen, eine Erscheinung, die sicherlich auch von Einfluß auf die inneren Vorgänge einzelner Zellen ist. Quinton, Henri und Lalon konnten zeigen, daß marine Crustaceen und Echinodermen, in konzentriertes Seewasser gebracht, ihr Gewicht nicht unwesentlich vermindern, während sie in verdünntem Seewasser an Gewicht

zunehmen; Froschlarven, in 0,8 %ige Kochsalz- oder in 8 %ige Rohrzuckerlösung versetzt, „schrumpfen nach Overton innerhalb 24 Stunden sichtlich so ein, daß sie in ihrer Haut förmlich wie in einem zu weiten Kleide schlottern". Es liegt hier die Deutung nahe, daß die Kompensation des osmotischen Druckes jeweils durch Aufnahme oder Abgabe von Wasser bedingt ist.

Nun erweisen sich bei den Süßwassertieren die Verhältnisse im Gegensatz zu den Meereswirbellosen insofern etwas anders liegend, als sich hier fast ausnahmslos ein Überdruck des inneren Mediums über das äußere konstatieren läßt. Es müssen also bei Mediumwechsel noch ganz besondere osmoregulatorische Einrichtungen in die Erscheinung treten, die den Überdruck dauernd aufrecht zu erhalten suchen.

Schon Paul Bert wußte, daß bei Süßwassertieren die Körperoberfläche durchaus nicht impermeabel für Wasser ist. So geben viele Süßwassertiere durch die Oberfläche Wasser ab, wenn man sie in Salzlösung bringt. In neuerer Zeit ist es nun Overton gelungen, infolge eingehender Untersuchungen eine Aufklärung der osmoregulatorischen Erscheinungen zu geben, die hier — von Speziellem auf Allgemeines übergreifend — angeführt sei: „Die Haut von Amphibien hat ungefähr dieselben osmotischen Eigenschaften wie die Plasmahaut der Zellen, sie ist nach beiden Richtungen permeabel für die lipoidlöslichen Stoffe und für Wasser und im Vergleich dazu impermeabel für die lipoidunlöslichen Stoffe; daher saugt der von der Haut umschlossene Körper fortwährend Wasser an und müßte demnach aufquellen, wenn nicht dem osmotischen Einstrom ein durch kontinuierliche Nierenarbeit vollzogener Wasserexport die Wage hielte." Nach Overton hat man es auch bei Würmern und Schnecken des Süßwassers in den Exkretionsorganen mit einer osmoregulatorischen Tätigkeit zu tun.

Eine Frage, deren Lösung bisher noch nicht zu völliger Klarheit gediehen ist, ist die, in welcher Weise sich wohl bei Crustaceen die osmoregulatorischen Vorgänge abspielen mögen. Manche Forscher sehen bei Crustaceen in den Exkretions-Drüsen, also in der Antennen- und Schalendrüse, eine solche Vorrichtung zur Regulation des Blutdrucks[1]). Hiermit würde die Tatsache in Einklang stehen, daß beim Überführen in salzärmeres Wasser die Daphniden häufig

[1]) Siehe Anmerkungen am Schlusse der Arbeit.

zunächst sehr an Volumen zunehmen. Man kann wohl kaum in diesem Falle davon sprechen, daß die Körperwand erst jetzt wasserdurchlässiger wird, sie ist es ja während des ganzen bisherigen Lebens schon gewesen. Die Wahrscheinlichkeit spricht dafür, daß wir es dann mit einem temporären Versagen der Osmoregulation zu tun haben. Auf nähere Einzelheiten sei später eingegangen.

Eine spezielle, biologische Bedeutung erhält der im Körperinnern herrschende Binnendruck bei den Crustaceen. Merkwürdigerweise weist gerade bei den Süßwasserkrebsen der Überdruck, also das Druckgefälle zwischen „milieu intérieur" und „extérieur", einen erstaunlich hohen Wert auf. Nun scheint bei Crustaceen der osmotische Druck zum Teil durch den Salzgehalt bedingt zu sein: Dakin führt an, daß im Süßwasser Anodonta sehr wenig Salz im Blut enthält ($\Delta = -0{,}10^0$ C), während das Crustaceenblut seinerseits mehr enthält als das Teleostierblut. Durch Frédericq's Untersuchungen wissen wir, daß bei Astacus als osmotisch wirksame Substanz an erster Stelle das Kochsalz steht.

Fragt man bei kleineren Crustaceen nach der Bedeutung des osmotischen Binnendrucks, so zeigt eine einfache Überlegung, von welcher Wichtigkeit er z. B. bei einer Daphnia für die ganze Biologie des Tieres ist. Wie sich die Pflanze durch den Turgor, d. h. durch die straffe Spannung der Zellhäute, die durch die Sättigung der Zellen mit Wasser zustande gekommen ist, nur bei genügender Waserzufuhr aufrecht erhalten kann, so ist auch eine Daphina nur dann vollkommen lebensfähig, wenn der Binnendruck ihren ganzen Körper strafft, wie etwa — cum grano salis — die Luft einen aufblasbaren Gummiballon. Denn einen Hautmuskelschlauch, durch dessen Kontraktion, wie etwa bei den Würmern, der Körper straff gehalten werden könnte, besitzen diese Tiere nicht. Daß diese Straffheit nun eine beträchtliche sein muß, erhellt aus der Überlegung, daß z. B. die langen und zarten Ruderantennen, die ja die ganze Fortbewegung des Tieres ermöglichen, sich unter dem Druck des Wassers beim Niederschlagen nicht durchbiegen dürfen. Noch deutlicher zeigen das die Häutungsvorgänge, die ja zumeist mit Wachstum verbunden sind. Da das Tier gleich nach der Häutung seine neue Größe erreicht, also zumeist eine Volumenzunahme aufweist, und dabei die nun meist noch sehr weichen Fortsätze des Körpers solange straffen muß, bis die Chitinschicht erhärtet, anderseits aber auch die alte Schale zu sprengen und abzuwerfen

gezwungen ist, so muß offensichtlich der Binnendruck im geeigneten Augenblick stark genug sein, wahrscheinlich sogar im Verhältnis zum vorher herrschenden Druck gewachsen sein, um alle diese Anforderungen zu erfüllen.

Auf die Wichtigkeit des Binnendruckes für das Wachstum und die variablen Körperproportionen bei niederen Krebsen hat zuerst Woltereck hingewiesen.

Auch das Wachstum der Embryonen ist abhängig von dem Binnendruck. Der ausschlüpfungsfähige Embryo im Dauerei oder im Brutraum zeigt seine weichen Fortsätze, insbesondere die langen Borsten der Ruderantennen, ganz eingestülpt und zusammengefallen. Verläßt nun das junge Tier das Fruchtwasser des Dauereis oder des Brutraums und gelangt in ein dünneres Medium, das umgebende Wasser, so werden ziemlich rasch alle Fortsätze ausgestülpt und gestrafft. Offenbar ist diese Erscheinung eine Folge diffusioneller Vorgänge; das Tier, das aus einem wesentlich dichteren Medium kommt, zeigt nun eine starke Wasseraufnahme, die eine Volumenvergrößerung und damit eine Straffung herbeiführt.

Es wird ja in den wichtigsten Organen des Körpers unausgesetzt chemische Arbeit geleistet, es werden Substanzen zersetzt und wieder aufgebaut, viele an das Blut abgegeben, andere bilden sich neu und alle diese Umänderungen müssen natürlich, da sie sich nicht ständig in gleichem Maße vollziehen, sondern ihrerseits wieder abhängig sind von Ernährung, Temperatur und anderen Faktoren, auch die chemische Zusammensetzung der Körperflüssigkeit entsprechend beeinflussen, denn eine so verwickelt zusammengesetzte Flüssigkeit, wie das im Daphnienkörper zirkulierende Blut, ist natürlich sehr abhängig von dem Stoffaustausch mit den Organen, welche die zu der Zusammensetzung des Blutes notwendigen Stoffe liefern.

Eine solche, mit Salzen und Nährstoffen und verschiedenen sonstig chemisch wirksamen Verbindungen angereicherte Flüssigkeit erzeugt nun im Innern des Körpers einen Druck, den man mit einem allgemeinen Ausdruck wie „Körperbinnendruck" belegt hat und der aus verschiedenen Kräften resultiert. Der Hauptfaktor dieses Binnendruckes ist der osmotische Druck. Von einem osmotischen Druck kann man aber nur insofern sprechen, als es sich dabei um die freie Flüssigkeit handelt. Im Körperinnern ist der osmotische Druck nur einer der vielen Teilkräfte — wenn auch

der ausschlaggebende —, die den Binnendruck zusammensetzen. Am bequemsten geschieht die Bestimmung dieses osmotischen Druckes mit Hilfe der Ermittelung der Gefrierpunktserniedrigung. Diese ist abhängig von der Zahl der Moleküle und freien Jonen in der Lösung, die ihrerseits hauptsächlich von dem Salzgehalt abhängt. Allerdings wird die Größe des osmotischen Druckes in manchen Fällen auch durch andere Substanzen bedingt.

Da der osmotische Druck abhängig ist von der Zusammensetzung der Körperflüssigkeit und diese wiederum in weitestem Maße durch die Ernährung beeinflußt wird, so ist begreiflicherweise auch der Wert des osmotischen Druckes kein unumstößlich feststehender, sondern er ist weitgehenden Schwankungen ausgesetzt. Er gewinnt besonders dadurch eine große Bedeutung, daß er als eine meßbare Größe zu mancherlei physiologischen und morphologischen Veränderungen in Beziehung tritt. Insbesondere ist er von bedeutender Wichtigkeit, wenn er mit einer Reihe von äußerlich wahrnehmbaren Erscheinungen erkennbar in engen Zusammenhang zu bringen ist.

Durch die kryoskopische Bestimmung des osmotischen Druckes ist man zunächst einmal in den Stand gesetzt, denjenigen Faktoren, die einen wesentlichen Einfluß auf die Zusammensetzung der Körperflüssigkeit ausüben, experimentell auf die Spur zu kommen. Allerdings scheiden kolloidale Substanzen bei dieser Art der Bestimmung aus.

Bisher war eine derartige Erforschung des osmotischen Druckes bei Daphniden aus technischen Gründen nicht möglich, obgleich ja die Schwankungen des Binnendruckes, die nach den Vermutungen Wolterecks ihren Ausdruck auch äußerlich in verschiedenen Formreaktionen finden, zu einer eingehenden Erforschung reizten. War es doch ein leicht begreifliches Verlangen nach Aufklärung, das Woltereck die Worte finden ließ: „Und selbst wenn es sich als zu schwierig erweisen sollte, den Chemismus der einzelnen, sich bekämpfenden Assimilationsprozesse bereits in Angriff zu nehmen, so ist doch unsere Kenntnis vom Stoffwechsel überhaupt bei diesen Tieren eine so geringe, daß uns jede genauere Untersuchung der hier stattfindenden Umsetzungen sowohl betreffs der Ernährung als der Atmung willkommen sein muß."

Nun besitzen gewisse Daphniden ein Merkmal, das in seiner Ausbildung in weitgehendem Maße Schwankungen unterworfen ist, insbesondere bei einigen Hyalodaphniaarten, und das in dem Grade

seiner Ausbildung nach Wolterecks Untersuchungen abhängig ist von inneren und äußeren Faktoren: es ist dies die Kopfhöhe oder Helmhöhe. Es war schon seit langem nicht mehr unbekannt, daß Tiere ein und desselben Sees zu verschiedenen Jahreszeiten und unter verschiedenen Milieubedingungen ganz ungleiche Mittelwerte der Kopfhöhe aufweisen, kurz, daß eine labile Größe, die Helmhöhe, je nach den Milieubedingungen einer verschieden starken Ausbildung unterworfen ist. Woltereck zeigte nun durch exakte Versuche, daß diese Variabilität der Kopfhöhe mit der Ernährung zusammenhängt und nicht, wie manche Forscher bisher vermuteten, die Folge von Temperaturschwankungen ist. Da der Grad der Ausbildung des Helmes also in engem Zusammenhang mit der Ernährung steht und zwar derart, daß gute Ernährung eine Zunahme der Helmgröße im Gefolge hat, die Ernährung aber ihrerseits im weitesten Maße die Beschaffenheit des Blutes beeinflußt, so war es für Woltereck ein notwendiger Schritt, Helmhöhe und Blutbeschaffenheit in enge Beziehung zu bringen. Nach seiner Meinung ist es nun beim Embryo sowohl wie beim ausgewachsenen Tier hauptsächlich die Zusammensetzung der Körperflüssigkeit, die die Ausbildung des Helmes bedingt.

Daß Erhöhung der Temperatur allein oder die durch gesteigerte Temperatur veränderte Viscosität des Wassers allein für die Helmbildung von Wichtigkeit sein soll, ist durch Wolterecks Untersuchungen als unrichtig erwiesen worden.

Es lag also jetzt zur Untersuchung u. a. die interessante Frage vor, ob dieser Vermutung, die mehr oder minder große Ausbildung des Helmes stehe im Zusammenhang mit der Ernährung und damit des Blutes, zu Recht Raum gegeben worden war.

So bestand denn das Hauptziel vorliegender Untersuchungen in dem Nachweis des Einflusses der Schwankungen des Salzgehaltes des umgebenden Mediums, der Temperatur, der Nahrung auf den osmotischen Druck der Körperflüssigkeit von Daphnia magna. Von hier aus sollte dann eine Brücke zum Verständnisse der morphologischen Veränderungen, so z. B. der Größe und Gestalt des Kopfhelmes, der Ei- und Ephippienproduktion und der Wachstumsgeschwindigkeiten geschlagen werden. Auch hatte der Gedanke, über den Rahmen der Erkenntnis des speziellen Wachstumsgeschehens

hinaus ein direktes Abhängigkeitsverhältnis des Wachstums vom Binnendruck zu konstatieren, ein entwicklungsphysiologisches Interesse und ließ diese Untersuchungen als aussichtsvoll und lockend erscheinen.

Ein eigenes Kapitel wurde den individuellen Schwankungen im Grenzbereich einer Kultur gewidmet, da es sich im Laufe der Versuche herausstellte, daß durchaus nicht alle Tiere mit gleicher Schnelligkeit und Intensität auf äußere Einflüsse reagieren. Neben diesen großen Gesichtspunkten ergaben sich auf dem Wege der Entwicklung dieser Arbeit noch einige Seitenblicke auf biologische Erscheinungen, die der Mitteilung wert erschienen und darum mit aufgeführt werden. Überhaupt wurde auf eine biologische Würdigung der Resultate der größte Wert gelegt, während weniger auf eingehende Darstellung physicochemischer Erscheinungen eingegangen werden konnte.

Kapitel 1.

Einflüsse der Temperatur.

Eigene Untersuchungen.

Zur einwandfreien Bestimmung des Einflusses der Schwankungen der Außentemperatur auf den osmotischen Druck der Körperflüssigkeit war es von der größten Wichtigkeit, eventuelle Einflüsse veränderter Nahrungsverhältnisse und Änderungen in der Zusammensetzung des äußeren Milieus auszuschalten.

Versuch 1.

Zur Untersuchung bediente ich mich einer etwa ein Jahr alten, einem einzigen Weibchen entstammenden Kultur von Daphnia magna, die sich in einem zylindrischen Glasgefäß von etwa 17,5 cm Durchmesser und 25 cm Höhe befand; die Gefäßwand war reich mit Algen besetzt, am Boden des Glases befand sich Detritus in reicher Menge. Die Tiere selbst waren gut entwickelt und waren lebhaft, besaßen aber eine etwas hellere Farbe, als sie Tiere aus den besten Ernährungsverhältnissen aufweisen. Der Ton ihrer Körperflüssigkeitsfarbe spielte leicht ins Gelbliche. Da Fett sich im Körper der Tiere nur in spärlichen Mengen nachweisen ließ, so war darauf zu

schließen, daß sich die Tiere nicht unter optimalen Lebensbedingungen befanden. Auch fanden sich anfangs nur wenig Eier; erst später mit Erhöhung der Temperatur traten sie auf. Diese Kultur nun wurde nacheinander verschiedenen Temperaturen ausgesetzt und zwar hielt ich es für äußerst wichtig, darauf zu achten, daß anderweitige Einflüsse eliminiert wurden. Also blieben stets Nahrung und Wasser unverändert; auch waren die Tiere immer unter den gleichen Lichtverhältnissen, nämlich in nächster Nähe eines Fensters (2).

Um individuelle Schwankungen, die ein einheitliches Resultat trüben könnten, zu vermeiden, wurden zur Untersuchung, soweit es möglich war, nur solche Tiere herangezogen, die sich äußerlich offenbar auf dem gleichen physiologischen Status zu befinden schienen.

Die Ausgangstemperatur, welche die Kultur im Raum besaß, war + 13,5° C. Die Reihenfolge der Temperaturintervalle, bei denen eine Untersuchung jeweils stattfand, war + 10,3° C, + 3,5° C (in einem Versuchsgläschen — 2° C), + 20,5° C, + 26,5° C, + 33° C, + 39° C. Als das Thermometer dann einen Tag später + 41° C zeigte, lagen alle Tiere tot am Boden. Die Zeit der jeweiligen Einwirkung der Temperatur ist aus der folgenden Tabelle zu ersehen.

Da ich die ganze Kultur nicht der möglichen Gefahr aussetzen wollte, bei einer Abkühlung auf eine Temperatur unter 0° C zugrunde zu gehen, so nahm ich, um die Wirkung des Einfrierens zu studieren, am 17. Januar 7 gleich aussehende Weibchen aus der großen Mutterkultur und setzte diese, mit gleichem Futter und Wasser ausgestattet, in ein kleines zylindrisches Glasgefäß, dem einige Algen zugesetzt waren. Das Wasser des Gläschens fror dann über Nacht bis zur Hälfte aus, nachdem es vorher schon längere Zeit sehr kühl gestanden hatte. Beim vorsichtigen Auftauen fanden sich drei Tiere von den sieben Individuen im Eisblock festgefroren; sie sanken nach dem Schmelzen des Wassers tot zu Boden. Die übrigen vier Individuen, die sich unter der starken Eisdecke befanden und lebhaft umherschwammen, wurden sofort untersucht. Sie hatten also ein vollkommenes Zufrieren und einen längeren Luftabschluß überstanden — eine Tatsache, die mit den Beobachtungen Ostwalds und anderer, die Daphniden unter der Eisdecke fischten, übereinstimmt.

Das Resultat aller Bestimmungen vereinigt sich in umstehender Tabelle. (Tabelle 1). Das Ergebnis erscheint mir insbesondere deshalb von Wichtigkeit, weil es an einer großen Kultur gewonnen ist und sich an allen Tieren durchschnittlich eine deutliche Reaktion auf die Temperatur nachweisen läßt. Das in den einzelnen Gruppen individuelle Schwankungen ein gleichförmiges Bild zu trüben scheinen, war von vornherein zu erwarten und ist durch die verschiedenen physiologischen Zustände der einzelnen Individuen bedingt. (Siehe Kapitel Individuelle Schwankungen.) Die Resultate

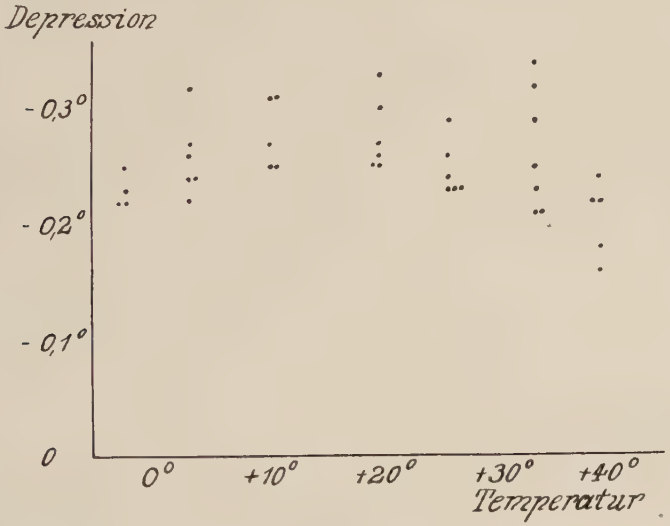

Fig. 3.

sind der Übersichtlichkeit halber noch in einer Figur zusammengestellt, bei der die Abzisse die Zahl der Temperaturgrade, die Ordinate die Höhe der Depression angibt. (Fig. 3.)

Schon ein kurzer Blick auf die Tabelle und die Figur belehrt den Beschauer, daß die durchschnittlich höchsten Erhebungen der gefundenen Depressionen über den Nullpunkt bei etwa 10—20° C liegen. Den relativ größten Mittelwert zeigen die Gefrierpunktserniedrigungen um 20° C, so daß der Gedanke nicht gar zu fern liegt, daß sich etwa zwischen + 10° C und + 20° C — vielleicht mehr nach + 20° C zu — die für den Daphnidenorganismus optimalen Bedingungen befinden, bei denen der Gehalt der die Depression hervorrufenden Stoffe am größten ist, und daß die optimale Tempe-

Tabelle 1.

Dat.	Wasser-temp.	Eizahl	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm. (3.)	Bemerkungen
15. I.	+ 10,3°	—	klar, hellgelb	— 0,31°	3,8	Die Tiere sind fast ganz ohne Fett. Blut auffällig dünnflüssig, klar.
„	„	—		— 0,27°	3,3	
„	„	—		— 0,25°	3,0	
„	„	—		— 0,31°	3,8	
„	„	—		— 0,25°	3,0	
16. I.	+ 3,5°	—	klar, hellgelb	— 0,32°	3,9	—
„	„	—		— 0,24°	2,9	
„	„	—		— 0,24°	2,9	
„	„	—		— 0,22°	2,7	
„	„	—		— 0,27°	3,3	
17. I.	„	—		— 0,26°	3,1	
19. I.	— 2°	—	klar, hell	— 0,22°	2,7	Diese Kultur wurde gesondert angesetzt. (Siehe Text.)
„	„	—		— 0,23°	2,8	
„	„	—		— 0,25°	3,0	
„	„	—		— 0.22°	2,7	
19. I.	+ 20,5°	—	klar, schwach gelblich	— 0,25°	3,0	Es zeigt sich viel Fett; es muß also binnen kurzem gebildet sein.
„	„	—		— 0,30°	3,6	
„	„	—		— 0,27°	3,3	
„	„	—		— 0,26°	3,1	
„	„	—		— 0,25°	3,0	
„	„	—		— 0,33°	4,0	
20. I.	+ 26,5°	—	leicht rötlich	— 0,26°	3,1	Eier und Ephippien bilden sich. Die Ovarien sind dick.
„	„	—		— 0,23°	2,8	
„	„	—		— 0,24°	2,9	
„	„	—		— 0,23°	2,8	
„	„	Eph.		— 0,25°	3,5	
„	„	6		— 0,23°	2,8	
21. I.	+ 33°	8	gelblich	— 0,21°	2,5	—
„	„	—	rötlich	— 0,29°	3,5	
„	„	Eph.	„	— 0,21°	2,5	
„	„	—	„	— 0,34°	4,1	
„	„	6	gelblich	— 0,25°	3,0	
22. I.	„	—	„	— 0,32°	3,9	
„	„	8	leicht rötlich	— 0,23°	2,8	
22. I.	+ 39,5°	12	gelblich	— 0,22°	2,7	Junge abgesetzt.
„	„	Eph.	„	— 0,24°	2,9	
„	„	7	„	— 0,22°	2,7	
„	„	—	leicht rötlich	— 0,16°	2,0	
„	„	3	gelblich	— 0,18°	2,2	
23. I.	+ 41°	—	—	—	—	Alle Tiere sind tot.

ratur selbst in der Nähe von + 20° C liegt. Dieser Befund würde mit den im Freien von vielen Beobachtern konstatierten Optimal-Temperaturen in Einklang stehen.

Vor und hinter dieser Temperaturschwelle findet sich nun ein starker Abfall der Depressionswerte. Ziemlich klar und eindeutig zeigen dieses Fallen die bei + 3,5° C und — 2° C gehaltenen Tiere. Von einer Ausnahme ($\Delta = -0{,}32°$ C) abgesehen, zeigen bei + 3,5° C der Durchschnittswert und auch manche absoluten Werte ein Absinken um einige hundertstel Grade, und desgleichen weisen dann auch die Werte der unter dem Eise gefangenen Tiere ihrerseits einen geringen Betrag auf, der im Durchschnitt noch ein ganz klein wenig unter denjenigen der Tiere von + 3,5° C sinkt. Es ist also ganz allgemein zu konstatieren, daß mit dem Sinken der Temperatur von etwa + 10° C auf — 2° C ein Fallen des Wertes der Gefrierpunktserniedrigungen der Körperflüssigkeit der Tiere sich einstellt. Man darf selbstverständlich aber nicht erwarten, daß die jeweilige Verminderung des Binnendruckes direkt proportional dem Temperaturstand sein müsse.

Es greift also die Vermutung Platz, daß die durch niedere Temperaturen sicherlich verminderten Assimilationsverhältnisse ihren deutlichen Ausdruck in einem Abfall der Depressionswerte finden. Daß dieser Abfall höchst wahrscheinlich nur durch den physiologischen Status der Tiere bedingt ist, wird dadurch wahrscheinlich, daß sich hier keine Eiproduktion findet, die einen Abfall des Druckes nach sich ziehen könnte (vgl. Kapitel: Individuelle Schwankungen).

Nicht ganz so eindeutig und klar liegen die Verhältnisse bei dem Sinken der Werte der Gefrierpunktserniedrigungen bei höheren Temperaturen. Zunächst ist bei + 26,5° C ein nicht unerheblicher Abfall fast aller Werte zu konstatieren. Nur ein Individuum weist einen ziemlich hohen Wert auf, ein Ephippialweibchen. In dieser Feststellung, daß nur ein Tier mit Ephippium einen höheren Depressionswert besitzt, die übrigen Tiere aber im Durchschnitt einen geringeren Wert als denjenigen der Tiere bei + 20° C aufweisen, scheint der Schlüssel zur Deutung des Sinkens zu liegen. Werfen wir nämlich einen Blick auf die körperliche Beschaffenheit der Daphnien, so zeigt sich, daß alle Tiere in lebhafter Eiproduktion stehen, und nun wird mit einem Male das Sinken verständlich. Der Organismus braucht Stoffe zur Eibildung und diese werden dem

Blut entzogen und als Folgeerscheinung stellt sich ein Sinken des Druckes ein. (Auch hier muß auf nähere Einzelheiten und Belege eines solchen Schlusses auf das Kapitel: Individuelle Schwankungen verwiesen werden.) Es ist also hier noch nicht festzustellen, ob die höhere Temperatur und damit die Änderung der Assimilationsverhältnisse eine Änderung im physiologischen Zustand des Organismus nach sich zieht.

Die relativ schwierigste Deutung finden die Werte von + 33° C. In dieser Rubrik vereinigen sich der absolut höchste Wert und zwei, von zwei noch tieferen Werten bei + 40° C abgesehen, ganz niedrige Werte. Auch hier kann nur eine richtige Deutung platzgreifen, wenn wir der jeweiligen Beschaffenheit der Tiere unsere Aufmerksamkeit schenken. Und da zeigt sich folgendes: Alle Tiere ohne Eier weisen einen höheren Druck auf; den höchsten Druck zeigt ein ganz junges Individuum, das noch nie vor der Eibildung gestanden hat; die Tiere mit Eiern besitzen aber ihrerseits einen im Mittel noch niedrigeren Druck als die bei + 26,5° C untersuchten Individuen.

Betrachtet man gleich im Anschluß hieran die bei + 39,5° C bestimmten Depressionen der Tiere, so zeigt sich, daß diese ihrerseits wieder einen wesentlich tieferen Mittelwert aufweisen als alle vorausgegangenen Gefrierpunktserniedrigungen, ja, ihr Durchschnittswert und einige absolute Werte sind überhaupt die niedrigsten, die die ganze Untersuchungsreihe aufweist.

Wirft man nun auf den „absteigenden" Ast der ganzen Figur einmal in seiner Gesamtheit einen Blick und schaltet zunächst die drei obersten Werte von + 33° C aus, die ja Tieren ohne Eier zukommen, so zeigt sich deutlich ein Sinken der Depression beim Ansteigen der Temperatur. Es drängt sich hierbei nun der nicht unberechtigte Einwand auf: ist dieses Sinken bedingt durch die Produktion von Eiern und nicht durch das Ansteigen der Temperatur? Dagegen läßt sich meines Erachtens folgendes geltend machen: gewiß sinkt der Binnendruck bei der Eiproduktion, wie wir noch später sehen werden. Aber warum sinkt er in so starkem Maße bei steigender Temperatur? Werden denn nicht schon bei + 26° C Eier gebildet? Und obgleich die Tiere höherer Grade nicht in größerem Umfang Eier bilden, zeigen sie doch einen viel tieferen Stand ihres Binnendruckes, und wiederum: sollte mit dem Ansteigen der Temperatur auch ein Ansteigen des Binnendruckes Hand in

Hand gehen, so dürften doch, wenn wir dieses Wachsen in Betracht ziehen und andererseits bedenken, daß Eiproduktion ein Fallen des Druckes bedingt, die Depressionen der Tiere bei höheren Wärmegraden nicht auf so niedriger Stufe stehen. Es müßte sich das durch die Temperatur bedingte Ansteigen des Binnendruckes und andererseits das durch die Eiproduktion hervorgerufene Sinken ja bis zu einem gewissen Grade kompensieren, so daß sich die Druckhöhe etwa auf gleichem Niveau wie das der Tiere von — 20° C halten könnte.

All das scheint es mir sehr unwahrscheinlich zu machen, daß die Eiproduktion allein das Sinken der Depressionswerte beim Ansteigen der Temperatur bedingt, dazu stehen das stetige, fortdauernde Fallen des Druckes mit steigender Temperatur und auch die sehr großen Unterschiede, etwa von Tieren ohne Eier (+ 20,5° C) und solchen mit Eiern in Widerspruch. Vielmehr ruft meiner Meinung nach das Ansteigen der Temperatur auf höhere Grade ein Sinken des Druckes hervor, sei dies nun dadurch bedingt, daß manche notwendige Regulationsprozesse des Organismus infolge der hohen Temperaturen gestört werden oder sei es, daß das Ansteigen der Temperatur eine Änderung der Nahrungsmittelverhältnisse nach sich zieht.

Was die drei hohen Depressionen der Tiere bei + 33° C betrifft, so fallen sie deshalb nicht stark ins Gewicht, weil den höchsten Wert ein Jungtier aufweist, das an und für sich ja einen sehr hohen Wert besitzt (siehe Kapitel: Ind. Schwankungen) und eigentlich gar nicht hierher gehört, und weil die beiden anderen Werte sich im Verhältnis zu Nachbarwerten nicht so hoch erheben, daß sie den Wert obiger Ausführungen in Frage stellen könnten.

Bei flüchtiger Beurteilung der Kurve könnte sich nun der Eindruck geltend machen, daß direkt die Temperatur die Schwankungen des Blutdruckes bedingt. Schon ein Blick auf die Blutbeschaffenheit zeigt aber, daß die Verhältnisse doch etwas anders liegen müssen.

Es scheint nämlich auch aus den Versuchen hervorzugehen, daß die Temperatur an sich nicht unmittelbar geschlechtsbestimmend wirken, sondern höchstens zur Eiproduktion anregen kann und zwar geschieht das offenbar auf dem Umwege über Assimilation und veränderte Nahrungsverhältnisse. So viel steht nach den Ergebnissen fest (vgl. auch folgende Versuche), daß bei niedriger Temperatur die assimilatorische Tätigkeit der Zelle herabgesetzt wird, der Stoffwechsel ist unterhalb + 10° C viel weniger intensiv

als bei höheren Graden, eine Erscheinung, die ihren Ausdruck deutlich darin findet, daß das Blut klar, „wässerig", gelblich bei den bei niederer Temperatur gehaltenen Tieren aussieht, während es bei höherer Temperatur ein mehr rötliches, „dickeres" Aussehen, bei den gleichen Tieren gewinnt.

All diese Schwankungen im Aussehen der Körperflüssigkeit finden ihre deutliche Bestätigung in dem Vergleiche der Depressionen der Tiere von -2^0 C, $+3{,}5^0$ C und $+10{,}3^0$ C. Diese „Kältetiere" erreichen überhaupt kaum die Depression der Tiere von $+10^0$ C, obgleich sie sich äußerlich doch in demselben physiologischen Zustand zu befinden scheinen, d. h. also auch keine Eier produzieren.

Auffällig bleibt auch das mit dem Steigen der Temperatur stark zunehmende, fortdauernde Sinken der Werte des Binnendrucks, das seinen Grund nicht allein in der Eiproduktion zu haben scheint. Auf diese individuellen Schwankungen kann aber erst später weiter eingegangen werden.

Aus dem Gesagten scheint mit Sicherheit hervorzugehen, daß Daphniden also durch höhere oder niedere Temperatur allein niemals zur geschlechtlichen oder ungeschlechtlichen Fortflanzung angeregt werden können. Es läßt sich vielmehr ganz allgemein nur sagen, daß mit steigender Temperatur bis zu einem Optimum (etwa $+20^0$ C) auch die assimilatorische Tätigkeit der Tiere und damit der osmotische Druck der Körperflüssigkeit wächst, während ein weiteres Ansteigen der Temperatur offenbar infolge veränderter assimilatorischer Tätigkeit ein Sinken des Druckes im Gefolge hat. Damit hoffe ich die Anschauungen, für die dann auch die weiteren Parallelkulturen sprechen, zu festigen, daß die Temperatur allein nicht geschlechtsbestimmend wirkt. Sie wirkt nur mittelbar durch Anregung der assimilatorischen Tätigkeit der Zellen und damit der Eiproduktion.

Im Hinblick auf die gegebenen Daten wäre zur Erklärung des steigernden Einflusses der Temperatur auf die assimilatorische Tätigkeit noch auszuführen, daß eine höhere, für den Organismus jeweils optimale Temperatur ja schon deshalb von Vorteil ist, weil die Geschwindigkeit der chemischen Reaktionen mit steigender Temperatur zunimmt. Wir wissen nach van't Hoff, daß die Geschwindigkeit vieler, auch enzymatischer Reaktionen über das Temperaturintervall von 10^0 ums Doppelte bis Dreifache anwachsen kann. Daß diese „Reaktionsgeschwindigkeits-Temperaturregel" auch bei kompli-

zierten Reaktionssystemen mit mannigfachen Enzymkomplexen, d. h. bei Organismen, volle Gültigkeit hat, konnte Clausen an der Kohlensäureabgabe von Lupinenkeimlingen bei verschiedener Temperatur, und O. Hertwig an eben befruchteten Eiern von Rana fusca, bei denen die Entwicklungsgeschwindigkeit mit der Temperatur zunimmt, nachweisen. Daß bei organischen Gebilden Temperatursteigerung natürlich nicht ad infinitum auch die Reaktionsgeschwindigkeit steigert, ist selbstverständlich. Denn es braucht wohl kaum betont zu werden, daß die Temperatur von etwa + 40° C wohl bald die höchste ist, die normales Protoplasma annehmen kann, ohne zu koagulieren. Gerinnen doch bei + 45° C schon die meisten Eiweißkörper. Auch die Empfindlichkeit der Stoffwechselregulatoren, der Fermente, gegen bestimmte Wärmegrade ist bekannt. Die Fähigkeit des Organismus, sich an irgend welche Veränderungen der Temperatur des umgebenden Mediums anzupassen durch Änderungen im Stoffwechsel, wird also bei der optimalen Temperatur maximal sein (4).

Versuch 2.

Dieser Versuch wurde an einer aus einem parthenogenetisch sich fortpflanzenden Weibchen gezogenen Population angestellt. In ein hohes, schmales Aquarium mit ziemlich konzentriertem Wasser ($\Delta = -0{,}15°$ C) war etwa fünf Wochen vor Ausführung des Versuchs ein Weibchen gesetzt worden, das sich ungeschlechtlich fortflanzte. Da das Wasser, dessen Temperatur im Durchschnitt + 15° C betrug, Algen und Detritus in reicher Menge enthielt, so war dementsprechend das Aussehen aller Daphniden ein gutes, wenn auch die Tiere keinen gemästeten Eindruck machten. Von leicht rötlicher Farbe, schwammen sie lebhaft umher, manche waren mit Eiern ausgestattet; auch Ephippien fehlten nicht. Diese ganze Kultur wurde, nachdem einige Tiere unter diesen normalen Bedingungen untersucht worden waren, in ein Heizaquarium gesetzt, in dem im Lauf einer Woche die Temperatur auf + 24° C stieg. Nach dreitägigem Verweilen in dieser hohen Temperatur untersuchte ich die Tiere, dann wurde die Kultur wieder abgekühlt, um schließlich nach weiteren drei Tagen auf + 14° C, vorübergehend sogar auf + 6° C zu sinken. Nahrung und Wasser blieben stets die gleichen.

Das röteste Individuum wurde der Kultur bei + 24° C entnommen; hier machten die Tiere auch in ihrer Gesamtheit den lebhaftesten

und besten Eindruck. Das Ergebnis des Versuchs zeigen die folgende Tabelle und Figur 4.

Tabelle 2.

Temperatur: + 15° C.

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	—	mattgelblich	— 0.27°	3,3	Altes Tier
2.	—	leicht rötlich	— 0,30°	3,6	Ovar leicht geschwollen
3.	3	mattgelb, klar	— 0,23°	2,8	—
4.	—	mattrot	— 0,42°	5 1	Ephippiumanlage
5.	4	klar, gelblich-rot	— 0,38°	4,6	—

Temperatur: + 24° C.

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	—	rötlich	— 0,36°	4,4	—
2.	—	rötlich	— 0,35°	4,2	Junge soeben abgesetzt
3.	—	rötlich-gelblich	— 0,34°	4,1	—
4.	2	rötlich-gelblich, trüb	— 0,45°	5,4	Ephippium
5.	2	rötlich	— 0,43°	5,2	Lebhaft
6.	4	mattrötlich, klar	— 0,36°	4,4	—
7.	2	mattrötlich, klar	— 0,37°	4,5	—
8.	3	gelbrötlich	— 0,40°	4,8	Junges Tier

Temperatur: + 14° C.

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	2	mattrötlich	— 0,31°	3,8	Ephippium
2.	—	mattrotgelblich	— 0,30°	3,6	Langsam
3.	5	blaß	— 0,29°	3,5	Träge

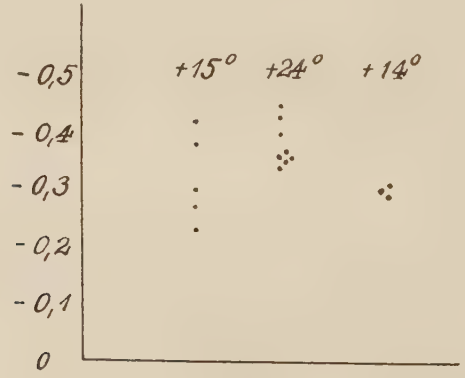

Fig. 4.

Auch bei dieser Kultur tritt das Ansteigen der Depressionen mit dem Wachsen der Temperatur deutlich in die Erscheinung. Es zeigt sich zwar, daß auch bei + 15° C einzelne Tiere dieselben Werte erreichen, wie sie die Tiere bei + 24° C im Durchschnitt aufweisen. Wiederum ein Beweis dafür, daß bei den Temperaturen von etwa + 12 bis 14° C von einer deutlichen Scheidung der Tiere nach ihrem Binnendruck nicht mehr gesprochen werden kann, und daß individuellen Schwankungen innerhalb ein und derselben Kultur ein weiter Spielraum gelassen ist, aber im Durchschnitt zeigt sich deutlich mit der Erhöhung der Temperatur auch eine Erhöhung des Binnendrucks um etwa ein Drittel des vorhergehenden Wertes; insbesondere wird das deutlich, wenn man in Betracht zieht, daß kein Tier dabei + 24° C weniger als — 0,34° C Depression aufweist, während bei + 15° C die Depression auf — 0,23° C herabsinkt.

Bei allen drei Temperaturintervallen konstatiert man, daß den höchsten Druck jeweils ein Tier mit Ephippium aufweist.

Die Bewegungen der Tiere waren am raschesten und weittragendsten bei + 24° C; die Tiere von + 14° C, die also erst eine um 10° höhere Temperatur gewöhnt waren, zeigten sich, wahrscheinlich infolge des Wärmeausfalls, der ihre assimilatorische Tätigkeit verlangsamte, im allgemeinen viel träger.

Man könnte vielleicht der Annahme zuneigen, daß die Tiere der Durchschnittstemperatur von + 14° C eigentlich eine noch geringere Depression aufweisen sollten, als die Tiere von + 15°. Zunächst ist dem entgegenzuhalten, daß die Unterschiede, um nur einige Temperaturgrade ihren Ausdruck ja gar nicht so deutlich in der Depression finden können, da sich mit unserer Methode so geringe Änderungen nicht nachweisen lassen, und wir auch nicht wissen, ob der Organismus so exakt auf kleine Temperaturschwankungen reagiert. In zweiter Linie kommt aber die Erwägung zu recht, daß Temperaturschwankungen nicht sofort ihren unmittelbaren Ausdruck finden können, da die Tiere doch erst nach einiger Zeit auf Änderungen reagieren können. —

Bei + 24° C wiesen die Individuen alle eine hohe Depression auf, es scheinen also reichlich Stoffe angehäuft zu sein, die eine hohe Depression verursachen. Bei einem Sinken der Temperatur sinkt auch die Depression. Es ist im vorliegenden Falle wohl anzunehmen, daß in der Depression von + 14° C noch ein Einfluß der vorausgehenden höheren Temperatur ausklingt.

Versuch 3.

Der Untersuchung des Einflusses der Temperatur auf das Wachstum und im Zusammenhang damit der Feststellung des osmotischen Binnendruckes unter sonst gleichen Bedingungen galt folgender Versuch:

Der Wurf eines parthenogenetisch sich fortpflanzenden Weibchens wurde zu gleichen Teilen auf zwei Kulturgläser von je 70 ccm Inhalt (Δ des Wassers $= -0{,}03^0$ C), dem etwa aller drei Tage zerriebene Algen zugesetzt wurden, verteilt. Das eine Glas befand sich in einem Heizaquarium bei der durchschnittlichen Temperatur von $+18^0$ C, während das andere im Freien allen Temperaturschwankungen eines relativ nicht zu kalten Februar-Monats ausgesetzt war. Tagsüber wies das Thermometer manchmal in der Sonne bis zu $+16^0$ C auf, um nachts bis etwa -2^0 C zu sinken. Es sei ausdrücklich bemerkt, daß das Kulturglas nie längere Zeit zugefroren war. Später wurden dann die heranwachsenden Tiere etwa einen Tag um den anderen mit dem Okularmikrometer gemessen (5) und auf ihr körperliches Aussehen, ihren Fettgehalt, unter dem Mikroskop geprüft.

Es zeigte sich dabei zunächst, daß das Wachstum in der Wärmekultur viel rascher vor sich ging als bei den allen Witterungseinflüssen ausgesetzten Kältetieren; demzufolge trat auch bei den Wärmetieren viel früher die Eiproduktion und die Bildung von Embryonen ein, als bei den der Kälte ausgesetzten Tieren.

In der Wärmekultur wie in der Kältekultur erwiesen sich die Tiere bis zur Produktion der ersten Eier als fettreich infolge reichlich dargebotener Nahrung. Während die Wärmetiere gleich von Anfang an zunächst ein rötlicheres Aussehen zur Schau trugen und so den Anschein erweckten, als seien sie ihren Schwesterindividuen gegenüber bezüglich ihrer Ausstattung an Reservestoffen im Vorteil, zeigte eine eingehendere Prüfung überraschender Weise doch, daß die Kältetiere wesentlich reichlichere Fetteinlagerungen in Gestalt von Kugeln in ihrem Körper gespeichert hatten als die Wärmetiere. Es liegt der Schluß nicht allzu fern, diese Fettansammlung mit dem langsameren Wachstum der Kältetiere in Einklang zu bringen und zwar in dem Sinne, daß es bei dem raschen Wachstum der Wärmetiere infolge des intensiven Stoffverbrauchs — zunächst zum körperlichen Wachstum und dann zur Eiproduktion — nicht erst

zur Speicherung von Reservestoffen in größerem Umfange kommt, wohingegen die Kältetiere, langsam heranwachsend, die der dargebotenen Futtermenge entzogenen Nährbestandteile nur zum Teil zum Wachstum verwerten, da ihr Wachstum ja wesentlich langsamer von statten geht.

Bemerkenswert ist jedoch, daß im Durchschnitt die Wärmetiere eine rötere Farbe der Körperflüssigkeit zeigten als die Kältetiere, deren Blutfarbton mehr ins blaßgelbliche spielte.

Vom neunten Tage an zeigten die Wärmetiere in ihren Bruträumen zum großen Teil schon Eier, zum mindesten waren ihre Ovarien stark geschwollen. Die durchschnittliche Größe betrug bei den Wärmetieren zu dieser Zeit 2460 μ $\left(\frac{516}{1950}\right)$ (6); die Kältetiere hatten zum gleichen Zeitpunkt erst eine Länge von 1970 μ $\left(\frac{120}{1550}\right)$ erreicht. Die Jungtiere, deren erster Wurf am 12. Tage frei umherschwimmend angetroffen wurde, zeigten reiche Fettansammlungen in ihren Körpern. Zur gleichen Zeit war bei den Kältetieren aber noch nicht eine Spur von Eiproduktion festzustellen, nur die schönen Farbenkontraste im Innern der Tiere infolge reichlicher Fettansammlung erfreuten den Beschauer.

Am 14. Tage schickten sich die Muttertiere der Wärmekultur, deren Größe sich jetzt durchschnittlich auf 2680 μ $\left(\frac{560}{2120}\right)$ belief, wiederum an, einer neuen Generation das Leben zu schenken. Diese wurde am 19. Tage abgesetzt, wenn auch nur jedes Muttertier drei oder vier Jungtiere zur Welt brachte.

Von nun an bildeten aber plötzlich etwa zwei Drittel aller übriggebliebenen Weibchen — einige Tiere waren inzwischen gestorben — Ephippien. Es hatte sich aber in keiner Weise die Zusammensetzung des Wassers oder die Temperatur oder die Nahrungszufuhr geändert und doch scheint mir die Nahrung, oder vielmehr Nahrungsmangel für dies plötzliche Erscheinen der Ephippien ausschlaggebend zu sein: ich hatte nämlich die ausgeschlüpften Bruten alle in dem Kulturgefäß gelassen, so daß sich die Zahl der Bewohner desselben im Laufe der Zeit mindestens verdoppelt hatte, ohne daß ich auch die zugeführte Nahrungsmenge dem vermehrten Nahrungsbedürfnis der vielen hungrigen Tiere angepaßt hätte. Demnach standen den Muttertieren die zur Eibildung notwendigen Nährstoffe nicht mehr in ausreichendem Maße zur Verfügung und die Tiere schritten zur Ephippienbildung. Ich halte dies für eine Bestätigung der schon

von Issakowitsch ausgesprochenen Vermutung, daß zu geringe Nahrungszufuhr das Auftreten von Ephippien hervorruft.

Weit verschieden davon boten sich die Verhältnisse in der Kältekultur dar. Zu einer Zeit, wo sich bei den unter günstigen Bedingungen gehaltenen Schwestertieren bereits Embryonen im Brutraum befanden, war hier an eine Eiproduktion noch gar nicht zu denken. Erst am 20. Tage, einem Zeitpunkt also, wo die Wärmetiere bereits den zweiten Wurf abgesetzt hatten, fanden sich im Brutraum einiger Tiere etwa 5—6 Eier, während andere Individuen ein geschwelltes Ovar aufwiesen. Die Größe der Tiere betrug beim ersten Auftreten der Eier im Durchschnitt etwa 2450 μ $\left(\frac{500}{1950}\right)$ war also — wenn man den geringen Unterschied als innerhalb der möglichen Fehlergrenze vorkommend ausschaltet — die gleiche, wie diejenige der dauernd warmgehaltenen Schwesterindividuen. Aber erst der 33. Tag erblickte eine Brut umherschwimmender Jungtiere, die von vornherein etwa die gleiche Größe wie die im Wärmeaquarium geborenen Jungtiere aufwiesen Auch diese Tiere wuchsen langsamer heran als die Tiere der Parallelkultur und zeigten schon nach etwa fünf Tagen ein etwas bleicheres Aussehen als gleichaltrige Tiere der Brut des Heizaquariums.

Da ich auch Blutdruckuntersuchungen an diesen Parallelkulturen vornehmen wollte, die Tiere aber nicht mehr schwächen durfte, so brach ich hier die weiteren Messungen ab und bestimmte die Depressionen. Natürlich konnten nur Tiere gleichen Alters zur Untersuchung herangezogen werden. Es lief also darauf hinaus, da aus der Kältekultur — die mir durch ein Unglück dann leider verloren ging — nicht genügend zur Untersuchung verwendbare Tiere zu entnehmen waren, die Muttertiere zu untersuchen. Das Resultat birgt folgende Tabelle und Figur 5.

Tabelle 3.

Wärmekultur (+ 16° C — + 20° C). Wasser $\Delta = -0{,}41°$ C (5,0 Atm.).

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	—	mattrötlich	— 0,44°	5,3	Junge abgesetzt
2.	—	rötlich-gelblich	— 0,44°	5,3	Schale zart
3.	—	rotgelblich	— 0,43°	5,2	Schale zart, Junge abgesetzt
4.	—	rötlich-gelblich	— 0,45°	5,4	Ovar leicht geschwollen

Kältekultur (— 2° C bis + 16° C. Wasser $\Delta = -0{,}41°$ C (5,0 Atm.).

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	—	trüb, gelblich-rötlich	— 0,48°	5,8	Ovar geschwollen
2.	—	leicht trüb	— 0,44°	5,3	Ovar grün
3.	—	rötlich-gelb	— 0,43°	5,2	Junge abgesetzt
4.	—	rötlich-gelblich	— 0,43°	5,2	—
5.	—	gelblich	— 0,42°	5,1	Junge abgesetzt
6.	—	rötlich, leicht trüb	— 0,43°	5,2	—
7.	—	rötlich-gelblich	— 0,44°	5,3	Ovar grünlich

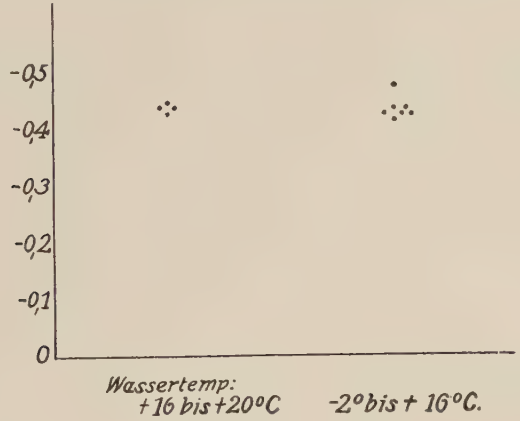

Fig. 5.

Es erscheint zunächst verwunderlich, daß hier nicht größere Unterschiede in bezug auf die Depression der Wärme- und Kältetiere obwalten. Hätte man doch nach den bisherigen Erfahrungen beinahe erwarten können, daß die allen Witterungsunbilden ausgesetzten Individuen einen wesentlich geringeren osmotischen Druck der Leibesflüssigkeit aufweisen als die Wärmetiere. Statt dessen findet sich nur ein ganz minimales Sinken des Druckes im Durchschnitt, dem noch dazu ein extrem hoher Wert eines Tieres mit allerdings beim Absaugen wahrscheinlich etwas getrübten Blut gegenübersteht.

Bei näherer Betrachtung der Verhältnisse erweist sich aber das unerwartete und mit dem Bisherigen scheinbar in Widerspruch stehende Ergebnis als vollkommen übereinstimmend mit den seither als feststehend angenommenen Beobachtungen.

Zunächst ist die Tatsache im Auge zu behalten, daß beide Kulturen gut mit Algen versehen wurden und demnach unter völlig gleichen

Ernährungbedingungen aufwuchsen. Der Einfluß der Temperatur machte sich nun insofern geltend, als die Wärme die Assimilation und damit das Wachstum wesentlich beschleunigte, während sich unter dem Einflusse ungünstiger Temperaturverhältnisse der Wachstumsprozeß weit langsamer abspielte und über die doppelte Zeit zur Erreichung des gleichen Fortpflanzungsstadiums brauchte. Bemerkenswert ist aber die Konstatierung, daß in beiden Fällen — sowohl in der Wärme- als in der Kältekultur — die gleiche Größe der Tiere bei der Eiproduktion erreicht wurde und auch die abgesetzten Jungtiere sich in ihrer Größe in beiden Kulturen gar nicht wesentlich unterschieden.

Von ausschlaggebender Bedeutung dafür, daß die Depression der Kältetiere nun nicht sehr viel geringer ist als diejenige der Wärmetiere, ist meines Erachtens die Tatsache, daß die sogenannte Kältekultur fast täglich für einige Stunden eine Temperatur von etwa + 10 bis + 16° C erreichte und nicht immer auf niedrigen Graden verharrte. Wenngleich die Temperatur auch nicht an Höhe derjenigen der Wärmekultur gleichkommt, so scheint sie doch bei weitem hinreichend zu sein, um die Wachstumsprozesse zu fördern und der Assimilation zu dienen.

Würde sich die Temperatur dauernd auf ganz niedrigem Stande erhalten, so wäre offenbar die Folge ein noch wesentlich verzögerteres Wachstum und eine noch unscheinbarere, aber vielleicht noch hinreichende Assimilationsintensität, die den Binnendruck auf niedrigem Niveau halten würde, sofern sie nicht überhaupt unzureichend wäre, das Wachstum zu garantieren. Auch würden sich unter solchen Umständen die Zahlen der Körpergrößen nicht unwesentlich ändern. Nur das häufige Ansteigen der Temperatur auf die eine Assimilation fördernden Temperaturgrade bedingt in diesem Falle die annähernd gleich großen Depressionen, allerdings — conditio sine qua non — nicht zu vergessen: der gleiche, andauernde Nahrungszusatz. Denn unter natürlichen Bedingungen wird wohl bei mehrmaligem Sinken der Temperatur auf nur wenige Grade über oder unter den Nullpunkt die Folge eine nicht unbedeutende Verminderung der Nahrung sein, die ja ihrerseits auch bei ihrem Eintreten ein baldiges und bedeutendes Fallen des osmotischen Druckes des Blutes nach sich zieht, so daß niedere Temperatur und Nahrungsmangel gemeinsam zum Sinken des Binnendruckes beitragen (7).

Durch den vorliegenden Versuch scheint demnach die Tatsache

erhärtet zu sein, daß die Temperatur an sich — wenn die Nahrung also konstant bleibt und nicht ihrerseits unter den Temperatureinflüssen sich ändert — nicht imstande ist, den osmotischen Druck zu beeinflussen; zum mindesten ist dieser Einfluß ein ganz geringer. Sie kann erst sekundär durch ihren beschleunigenden oder verzögernden Einfluß auf die Assimilation von Wichtigkeit für den Binnendruck und die Wachstumsverhältnisse werden, hat also nur eine Bedeutung für die Schnelligkeit der Prozesse, vorausgesetzt, daß alle sonstigen Umstände ungeändert bleiben.

Woltereck hat diesen Einfluß der Nahrung bei ganz abgeänderten Temperaturbedingungen an dem „Indikator des Blutdruckes" (siehe später), dem Helm, bei Daphnia longispina an vielen Versuchen deutlich gemacht. Es gelang ihm, eindeutig zu zeigen, daß bei niedriger Temperatur, aber reicher Ernährung durch Chlorella höhere Köpfe gebildet wurden als bei hoher Temperatur und spärlicher Ernährung. Reich ernährte Tiere bei + 6 bis + 10° C zeigten höhere Köpfe als weniger gut genährte Tiere von + 20 oder + 30° C.

So kommt denn auch Woltereck zu dem wichtigen Schluß, den ich durch meine Untersuchungen in vollem Umfange bestätigt zu haben glaube, daß die niedrigen Köpfe überwinternder Tiere hauptsächlich infolge mangelhafter Ernährung und der durch Kälte herabgesetzten Assimilation gebildet werden, während die reiche Sommernahrung und die durch Wärme gesteigerte Assimilationsintensität die Entstehung hoher Helme begünstigt. Von den noch wirksamen inneren Faktoren muß man bei dieser allgemeinen Feststellung natürlich absehen. —

Anders liegen die Verhältnisse, wenn Tiere, die dauernd an hohe oder niedere Temperaturen gewöhnt waren, bedeutenden und anhaltenden Temperaturänderungen ausgesetzt werden. Hier wird die Temperatur die Lebensprozesse beschleunigen oder verlangsamen und den Organismus, der bisher an andere Wärmeverhältnisse gewöhnt war, in seiner Gleichmäßigkeit der Prozesse stören, also ein Sinken oder Steigen des Druckes hervorrufen. Stets aber ist als wichtigster Faktor der Einfluß der Temperatur auf die Nahrung und damit indirekt auf den Blutdruck in Betracht zu ziehen.

Welch großer Einfluß der Nahrung auf das Wachstum bei heranwachsenden Tieren zukommt, ist mir mehrmals auch zahlenmäßig festzulegen gelungen. So setzte ich bei etwa + 18° C in einem Heizaquarium zwei Parallelkulturen eines geteilten Wurfes an; dem

einen Glas wurden Algen zugesetzt, während die andere Hälfte der Jungtiere bei äußert spärlicher Ernährung gehalten wurde. Während die herangewachsenen gefütterten Jungtiere schon am 13. Tage in der Mehrzahl Eier in ihrem Brutraum aufwiesen, und am 16. Tag bereits eine Brut das Kulturglas bevölkerte, war zur gleichen Zeit in dem „Hungeraquarium" an Eiproduktion nicht zu denken, ja die Tiere hatten noch nicht einmal die Größe ihrer Schwesterindividuen erreicht. Erst am 24. Tage bemerkte ich in einem Brutraum ein Ei, einige Tage später waren mehrere Eier bei einigen Weibchen zu entdecken. Die später abgesetzten Jungtiere betrugen an Zahl höchstens die Hälfte der unter wesentlich besseren Bedingungen lebenden, von den Schwesterindividuen abgesetzten jungen Daphniden. Gerade diese Erscheinung, daß bei schlechter Ernährung auch die Zahl der Jungtiere sich wesentlich vermindert, oder besser gesagt, überhaupt vom Muttertiere gar nicht soviel Eier gebildet werden, wie unter besseren Ernährungsbedingungen, ist ein Beweis für die starke Abhängigkeit der Eiproduktion von der Ernährung.

Kurz nach dem ersten Wurf traten aber in der Hungerkultur Ephippien auf, ganz im Gegensatz zu den Tieren der gut gefütterten Kultur, bei denen auch eine zweite Brut bald nach der ersten abgesetzt wurde. Es ist dieses Auftreten der Ephippien also wohl sicherlich bedingt durch die mangelhafte Ernährung, denn beide Bruten stammten ja von ein und demselben Muttertier ab, von einer „ererbten Anlage" zur Ephippienbildung als allein entscheidender Ursache kann also nicht recht die Rede sein, da ja sonst gleicherweise auch die gefütterte Kultur, deren Tiere von der Mutter her mit gleichen Anlagen fürs Leben ausgestattet sind, Individuen mit Ephippien aufweisen müßte. Es ist demnach wohl offensichtlich, daß das Auftreten von Ephippien auch mit bedingt sein kann und sein wird durch mangelnde Nahrung. Einer eingehenden Würdigung dieser Vorgänge wage ich einstweilen noch nicht näher zu treten.

Leider gelang mir nur für einige wenige Individuen die Bestimmung der Körperflüssigkeitsdepression, so daß ich diesem Resultate keine allzu große Bedeutung zuweisen möchte, um mich vor zu weitgehenden Verallgemeinerungen zu hüten. Es zeigte sich aber auch bei diesen wenigen Exemplaren, daß die gefütterten Tiere eine höhere Gefrierpunktserniedrigung zeigten als die bei mangelnder

Ernährung gehaltenen Individuen. Der Unterschied betrug, wenn man den Durchschnitt zieht, $\Delta = -0{,}03^0$ C (0,4 Atm.). Die Wasserdepression belief sich auf $\Delta = -0{,}13^0$ C (1,7 Atm.).

Kapitel 2.
Einflüsse der Ernährung.

1. Zusammensetzung des Blutes.

Was die Beschaffenheit der Körperflüssigkeit der Daphniden betrifft, so ist deren Kenntnis insbesondere in bezug auf die chemische Zusammensetzung noch eine sehr lückenhafte. Während man im Blut höherer Crustaceen bei den Blutkörperchen im allgemeinen zwei Arten amöboider Zellen unterscheidet, erweist sich das Blut der Daphniden keineswegs in dieser doppelten Weise differenziert. Es findet sich nur eine Art amöboider Zellen.

Hardy stellte nun hochinteressante Beobachtungen über die verschiedene Art des Auftretens dieser Blutkörperchen bei Daphniden an. Dabei konnte er zunächst feststellen, daß zuzeiten diese Blutkörperchen eine bedeutende Haftfähigkeit aufweisen, derart, daß viele von ihnen zeitweilig an der Wand haften bleiben und nur wenige sich im Umlauf befinden. So werden z. B. auf einen schwachen örtlichen Reiz hin sofort im Umkreis der gereizten Stelle eine größere Zahl von Blutkörperchen zum Festhaften gebracht. Allerdings scheint diese Klebrigkeit der Blutkörperchen nicht unbeträchtlichen Schwankungen ausgesetzt zu sein.

Ferner aber gelang Hardy eine in unserem Zusammenhang besonders wichtige Feststellung über die Wirkungsweise der Blutzellen bei Verdauungsvorgängen. Er brachte auf den Boden eines mit klarem Wasser gefüllten Kulturglases, in dem er Daphniden hielt, fein verteilten Eidotter und stellte nun bei seiner Beobachtung fest, daß die Daphniden sich hin und wieder aus dem klaren Wasser in die Emulsion auf nicht zu lange Zeit begaben. Er untersuchte daraufhin das Darmepithel und das Blut und fand, daß nach etwa 12 Stunden alle Blutzellen mit Fettröpfchen deutlich angereichert waren. Diese Aufnahme der Nahrung und ihre Übergabe an die Blutzellen konnte er dadurch noch deutlicher machen, daß er Karminkörnchen dem Eidotter beigab. Auch diese fanden sich binnen kurzem in den Blutzellen wieder.

Man kann sich auch selbst bei Daphnia magna am lebenden Tier jederzeit leicht davon überzeugen, in welch charakteristischer Weise sich das Blut bei reicher Nahrungsaufnahme verändert. Füttert man ein hungerndes Tier, dessen Blutflüssigkeit ziemlich farblos ist, mit Algen, so erscheint binnen kurzem der Darm ganz grün gefärbt infolge der reichlich aufgenommenen Algenzellen. Nach einiger Zeit erscheinen Resorptionstropfen in den Darmzellen, und dann nimmt das Blut zusehends einen etwas gelblich-rötlichen Ton an. Häufig zeigt sich dasselbe dann auch, wenn man es absaugt und in der Glaskapillare betrachtet, leicht getrübt. Bei fortdauernder guter Ernährung und günstiger Temperatur geht dann die gelbliche Blutfarbe in eine rötlichgelbe und meist schließlich in eine ausgesprochen rötliche über. Ähnliche Farbänderungen macht der Fettkörper durch.

Daß der Blutstrom auch die Keimdrüsen mit Nährmaterial versorgt, erkennt man deutlich daran, daß diese bald nach erhöhter Nahrungszufuhr anschwellen.

In bezug auf die Rolle der Blutkörperchen bei der Eiproduktion macht Höber die wichtige Bemerkung: „Bei den Daphnien findet man ferner regelmäßig zur Zeit der Eiablage, wofern es sich um gutgenährte Individuen handelt, eine Anhäufung von Fett in den Blutzellen. Die großen Sommereier enthalten reichlich Fett und ihre Produktion erfordert eine lebhafte, fettbildende Tätigkeit seitens des Tieres. Die Rolle des Fettransportes kommt auch hier den Blutzellen zu."

Nun ist es ja leider bei den Daphnien eine einstweilen noch ungeklärte Frage, in welcher Form die Fett- und Reservestoffe den Darm passieren und wie sie später im Körper verwendet werden. Insbesondere harrt die Frage, ob das Fett vor der Resorption in Glyzerin und fettsaure Salze zerlegt wird, um nach dem Durchgang durch die Darmwand neugebildet zu werden, oder ob die einzelnen Komponenten dem Körper zur weiteren Verarbeitung verbleiben, noch der Lösung. Soviel scheint aber durch die vorliegenden Gefrierpunktsbestimmungen endgültig festgelegt zu sein: Es gelangen bei reichlicher Nahrungsaufnahme Stoffe in die Körperflüssigkeit, die eine hohe Depression hervorrufen (8).

Cuénot kommt auf Grund seiner Studien über die Art der Fettresorption der Crustaceen (Astacus, Carcinus, Eupagurus, Palaemon, Cancer) zu der Ansicht, daß die aufgenommenen Fette

zunächst in Glyzerin und Fettsäuren aufgespalten, dann in gelöstem Zustand in die Darmepithelzellen aufgenommen werden und sich hier zu Fett synthetisieren. Die Frage nach der weiteren Verwendung der resorbierten Fette beantwortet Cuénot damit, daß sich dann abermals eine Spaltung des Fettes vollzieht, der eine Übernahme der Spaltungsprodukte in gelöstem Zustand von seiten des Blutes folgt. Schließlich wird das Fett nach wiederum erfolgter Synthese wieder abgelagert, um nach Cuénots Annahme bei den Malacostraken zum Teil in den Fettzellen der Leber gespeichert zu werden. Nach Hardys und Dongalls Beobachtung findet die Fettresorption bei den Daphniden größtenteils im vorderen Drittel des Mitteldarmes statt.

In der Crustaceenleber findet sich zumeist auch eine reichliche Menge Glykogen, das Kirch in den Organen des Krebses quantitativ bestimmte. Während sich für die Astacusleber ein Gehalt von 0,27—0,48% Glykogen, für die Muskeln 0,05—0,14% nachweisen ließ, glückte der Nachweis dieses Stoffes im Blute nicht. Es ließ sich aber zeigen, daß zwischen zwei Häutungen das Glykogen viel spärlicher auftritt als zur Zeit einer Häutung, wo es in größerer Menge aufgefunden werden konnte. Das Auftreten des Glykogens scheint somit in engem Zusammenhang mit den Häutungsprozessen zu stehen.

Haemoglobin im Blute wurde für Daphnia zuerst von Lankester im Jahre 1871 nachgewiesen, später auch bei anderen Phyllopoden. Über seine Bedeutung führt Fürth das folgende aus: „Während im Blute hochorganisierter Crustaceen die respiratorische Funktion wenigstens zum Teil dem Haemocyanin zufallen dürfte und das Vorkommen von Haemoglobin nicht beobachtet wird, scheint dieser respiratorische Farbstoff im Blute niederer Crustaceen sehr verbreitet vorzukommen."

Eine Frage großen physiologisch-chemischen Interesses ist die nach dem Salzgehalt des Crustaceenblutes. Auf Grund einer Reihe von Versuchen kam Dohrn für den Flußkrebs zu folgender Zusammenstellung, die den Gehalt der Blutasche an Salzen angibt:

Natriumchlorid	50,10%	Eisenoxyd	1,99%
Natriumoxyd	4,48%	Kupferoxyd	2,49%
Kaliumoxyd	12,21%	P_2O_5	5,48%
Calciumoxyd	16,70%	SO_3	3,73%
Magnesiumoxyd	2,25%	SiO_2	0,50%

Wenngleich nun auch je nach den physiologischen Verhältnissen die Zusammensetzung des Blutes eine sehr verschiedene zu sein scheint, so erhellt aus der Tabelle doch das Überwiegen des Natriumchlorids mit großer Deutlichkeit. Für Crustaceen des Salzwassers haben die Untersuchungen Frédéricqs u. a. eine ausgesprochene Abhängigkeit des Salzgehaltes des Blutes von dem des umgebenden Milieus ergeben.

So zeigte sich z. B. bei Carcinus maenas, daß mit dem Steigen des Salzgehaltes des Brackwassers, in welches das Tier gesetzt wurde, ein deutliches Ansteigen des Salzgehaltes des Blutes parallel ging, und zwar derart, daß in der äußeren Flüssigkeit und in der Körperflüssigkeit der Prozentgehalt jeweils annähernd der gleiche war.

Wie schon früher erwähnt, ist aber das Verhalten des Flußkrebses und, wie aus den vorliegenden Untersuchungen hervorgeht, auch das der Daphniden insofern ein anderes, als Astacus und Daphnia einen großen osmotischen Überdruck ihrem Außenmedium gegenüber aufzuweisen haben. Würde doch der Gefrierpunktserniedrigung des Astacusblutes von $\Delta = -0{,}80^0$ C eine Kochsalzlösung von etwa 1,3% nach v. Fürth entsprechen. Das Lebenselement des Astacus ist aber das Süßwasser, das im Durchschnitt etwa eine Depression von $-0{,}03^0$ C besitzt.

Frédéricq stellte bei Astacus fluviatilis einen Salzgehalt des Blutes von 0,94% fest, also einen Salzgehalt, wie er etwa schwach salzhaltigem Brackwasser entspricht. Der Krebs scheint also i. a. seinen Überdruck über das äußere Milieu mit Hilfe des Salzgehaltes zustande zu bringen.

O. v. Fürth macht außerdem darauf aufmerksam, daß Jolyet und Regnard zu gewissen Zeiten große Mengen von kohlensaurem Kalk im Crustaceenblut nachgewiesen haben. Er bemerkt dazu: „Vermutlich findet sich zu jenen Zeitpunkten der größte Gehalt an kohlensaurem Kalk im Blute, wo die Häutung den Transport großer Kalkmengen aus den Kalkdepots, den sogenannten Krebsaugen, in die epidermoidalen Gebilde erfordert."

Es gibt nun insbesondere bei den niederen Crustaceen noch ein Merkmal, das schon äußerlich mehr oder minder deutlich den jeweiligen physiologischen Zustand des Tieres erkennen läßt: die Farbe. Man kann sich leicht durch Augenschein davon überzeugen, daß die Farbe in ihrer Stärke und ihrem Ton je nach den Bedingungen, unter denen ein Tier lebt und nach dem physiologischen

Zustande, in dem es sich befindet, häufig großen Schwankungen unterworfen ist — selbst bei ein- und demselben Individuum.

Die Untersuchungen von Zopf haben es als sicherstehend dargetan, daß die Rotfärbung niederer Crustaceen durch Lipochrome bedingt ist. Er konnte aus roten Copepoden (Diaptomus bacillifer) zwei Lipochrome gewinnen, denen er den Namen „Carotine" beilegte, da sie dem Farbstoff der Mohrrüben ähnlich waren; während das eine Lipochrom sich als gelbes Carotin erwies, besaß das andere, dem der Name „Diaptom" eigen ist, eine rote Farbe. Das gleiche Vorkommen dieser Farbstoffe ließ sich auch bei roten Daphniden beobachten.

Es war nun frühzeitig, schon im Anfang der hier angeführten Untersuchungen in mir die Vermutung wach geworden, ob nicht die jeweilige Farbe der Körperflüssigkeit in einem gewissen Zusammenhange mit der physiologischen Beschaffenheit des Tieres und damit auch seinem Binnendruck stehe, ob man also nicht — ganz allgemein gesprochen — bis zu einem gewissen Grade die Farbe als einen Indikator des Blutdruckes ansehen könnte. Inzwischen ist nun bei mir diese Vermutung zu der entschiedenen Meinung geworden, daß wenigstens in der Mehrzahl der Fälle diese Anschauung zutrifft, wenn ich auch weit davon entfernt bin zu behaupten, daß dieser Zusammenhang restlos in allen Fällen bestehen müsse. Ich sehe einstweilen keinen zwingenden Grund zu der Annahme, daß unbedingt ein guter Ernährungszustand seinen Ausdruck in einer rötlichen Farbe der Körperflüssigkeit finden muß, zeigt ja gerade manch ein Beispiel, daß dem durchaus nicht so ist, und daß Tiere mit hohen Depressionen und einem offenbar guten physiologischen Zustand eine blasse Farbe aufweisen können. Wohl aber trifft diese Vermutung für die große Mehrzahl der Fälle sicherlich zu.

In bezug auf die Kenntnis physikalisch-chemischer Vorgänge bei den Reaktionen des Individuums auf äußere Einflüsse sind wir nachgerade bei den allerschwierigsten Fragen der Physiologie der zur Untersuchung herangezogenen Crustaceen angelangt. Sind doch die genaueren Angaben über innere physiologische Vorgänge bei niederen Crustaceen so spärlich, daß man sich unmöglich ein deutliches Bild von den wichtigsten Lebenserscheinungen auf physikalischer und chemischer Grundlage machen kann. So muß ich denn die Erkenntnis der feineren Vorgänge zum Teil auf sich selbst beruhen lassen, nicht etwa weil sie zur Erklärung mancher Er-

scheinungen unerheblich wären, sondern weil sie sich einstweilen in ihrer Erforschung infolge technischer Kompliziertheit einer exakten naturwissenschaftlichen Analyse zu entziehen scheinen.

Schon 1889 hatte Zopf — wie bereits angedeutet — über den roten Fettfarbstoff bei Daphniden und roten Wassermilben (Hydrachna geographica) besondere Untersuchungen angestellt. Ganz abgesehen von der von ihm ausgesprochenen Vermutung, daß das Vorkommen dieser Fettfarbstoffe oder Lipochrome, die als sogenannte Carotine die rote Farbe der Daphniden bedingen sollten, wie ihr Name sagt, an sich an das Vorhandensein von Fett oder Reservesubstanzen gebunden ist, konnte er durch Reaktionen mit Schwefelsäure zeigen, daß überall selbst in einer Antenne oder einem Bein sich das Auftreten eines etwaigen Farbstoffgehaltes nachweisen läßt.

Es ist wohl angebracht, einige kurze orientierende Worte über die bisherigen Feststellungen der chemischen Natur und der Bedeutung des Carotins für die physiologischen Vorgänge zu verlieren. Man hat dem Carotin sehr verschiedene Funktionen zugeschrieben, und es ist wohl nicht zu bezweifeln, daß den Carotinen bei ihrer großen Verbreitung im Tier- und Pflanzenreich auch ein großer Wert beizulegen ist.

Unter den Botanikern ist es insbesondere Kohl, der in neuerer Zeit das Carotin in seiner Bedeutung für die Pflanze eines eingehenden Studiums gewürdigt hat. Er kommt zu dem Schlusse, daß das Carotin „als eine für viele Oxydationsprozesse in der Pflanze gewiß nötige, für den Atmungsprozeß zwar nicht unentbehrliche, aber denselben in hervorragender Weise unterstützende Substanz aufgefaßt werden müßte", und stellt die Hypothese auf, daß das Carotin durch sein Wärmeabsorptionsvermögen sowohl Stoffwechselprodukte jeder Art als auch die Transpiration fördere. „Die leicht sich vollziehende Oxydation des Carotins ermöglicht die Bildung des Wasserstoffsuperoxyds und mit Hilfe dieses kräftigen Oxydationsmittels wird die Pflanze in die Lage versetzt, Oxydationswirkungen aller Art im Innern ihrer Zellen zu vollziehen. In diesem Sinne käme dem Carotin die Rolle eines Sauerstoffüberträgers zu."

Viel wichtiger ist aber im Zusammenhang mit den hier behandelten Fragen diejenige Funktion des Carotins, die wohl am sichersten und einwandfreiesten nachgewiesen ist: diejenige eines Reservestoffes. Denn es besteht nach den vielen Beobachtungen wohl die

Anschauung zu recht, daß dem Carotin außer assimilatorischer Leistung „ein nicht zu unterschätzender, bisher aber unterschätzter Wert als Reservestoff zukommt, wie jeder Reservestoff wird es gebildet, um nach längerem oder kürzerem Ruhestadium wieder in den Pflanzenstoffwechsel hineingezogen zu werden" (Kohl).

Daß diese Vermutung nun aber auch für das Tierreich in umfassendem Maße zuzutreffen scheint, dafür sprechen vielerlei neuerliche Befunde, die alle den Grad des Auftretens des Carotins in engen Zusammenhang mit dem physiologischen Zustand des Individuums bringen.

So konnte Gruvel den interessanten und wichtigen Nachweis an dem Cirriped Policipes erbringen, daß das Blut, das durch einen Körper der Carotingruppe normalerweise rot gefärbt ist, farblos wird, wenn die Tiere ungünstigen Lebensbedingungen oder einem länger andauernden Hungerzustande ausgesetzt sind. Desgleichen verschwand der rote Farbstoff auffallenderweise zur Zeit der Eireife, und es gelang Gruvel festzustellen, daß er dann von den Leukozyten an die Ovarien abgegeben wird. Auch der Zusatz eines schwachen Giftes zum Blute brachte den Farbstoff zum Schwinden.

Zum gleichen Nachweis eines roten Farbstoffes kam schon Gerstäcker bei einigen Branchiopodenarten (Artemia, Branchipus), deren Blut für gewöhnlich eine rote Farbe zeigt. Nach den Beobachtungen des genannten Autors sind es hauptsächlich die jüngeren Tiere, deren Blut eine intensivere Rotfärbung aufweist; alte Tiere zeigen dagegen ein blässeres Blut, das nach längeren Hungerperioden farblos werden kann.

Heim stellte bei den Weibchen von Maja und Platycarcinus fest, daß aus den Hypodermiszellen durch das Blut ein rotes Carotinoid an die reifenden Eier übertragen wurde. Seine Untersuchungen führten ihn zu der Vermutung, daß dem Lipochrom im Blute an sich keine wichtige Aufgabe zufalle, es befinde sich darin nur auf dem Transport zu den Ovarien. Darum färben sich die Ovarien von Maja und Platycarcinus, die gewöhnlich einen weißlichgelben Ton aufweisen, zur Zeit der Eiproduktion intensiv rot. Aber auch das Blut zeigt die gleichen Farbenumschläge. Mit der Ablage der Eier kommt aber auch die rote Farbe wieder zum Schwinden. Nie aber tritt nach Heim die Rotfärbung des Blutes beim Männchen auf.

Schulze hielt frischgeschlüpfte Individuen von Melasoma fünf Tage lang ohne Futter, und der Erfolg war, daß im bezug auf die

Carotinbildung die Tiere sich nicht weiter entwickelten, sondern sich auf dem Zustand hielten, den gefütterte Käfer schon am ersten Tage erreichten. Daß das Melasomacarotinoid in erster Linie ein Reservestoff ist, glaubt Schulze damit begründet zu haben, daß es „nach der Begattung bei den Weibchen in die Eier geht und bei den Männchen wohl auch zum Teil den Spermien, andererseits vor allem aber zum Ersatz der durch die ganz ungewöhnliche Lebhaftigkeit während der Paarungszeit verbrauchten Energiemengen dienen dürfte."

Im Gegensatz zu Kohl, der das gemeinsame Auftreten des Carotins mit Fett als mehr „zufällig" betrachtet und die Bezeichnung des Carotins als Fettfarbstoff oder Lipochrom als veraltet aufgeben will, kommt Schulze zu dem Ergebnis, daß wenigstens z. B. bei den Individuen der Chrysomelide Melasoma vigintipunctatum Scop., die mit ziegelroter Grundfarbe der Flügel auftreten und von Auel als M. fiminiata beschrieben wurden, die Bildung des roten Carotinoids von dem Vorhandensein reichlicher Reservestoffe, insbesondere Fett, abhängig ist.

In bezug auf die uns hier in erster Linie interessierenden Crustaceencarotinoide seien hier die auf ziemlich breiter Grundlage beruhenden und manches Wertvolle bergenden Untersuchungen Heims noch eingehender betrachtet. Er kam zu der wichtigen Feststellung, daß bei allen von ihm untersuchten Crustaceenarten die Eier und die Rückenfläche des Panzers oder zum mindesten dessen Epidermiszellen von gleicher Farbe sind: bei Palaemon fast farblos, bei Maja und Platycarcinus rot, bei Astacus bräunlichviolett, beim Hummer blau. Diese Farben sind durch wasserlösliche Stoffe bedingt, denen Heim den Namen Luteogene beilegte. Beim Weibchen — und zwar nur bei demselben — gelangen nun zur Zeit der Eireife diese Stoffe aus der Epidermis durch einen einfachen Auswässerungsprozeß in das Blut und wandeln sich hier in ein rotes Lutein (Carotin) um, das der Blutstrom dann dem Ovarium zuführt, wo es wieder in ein Luteogen zurückgebildet wird. Heim glaubt behaupten zu können, daß diese Luteogene im Licht und in der Wärme die roten Bestandteile bilden, die dann die charakteristische Carotinoidreaktion ergeben. Zu der Rückbildung des Carotinoids in seine Ausgangsverbindungen in den Eiern muß es nach Heim das dazu erforderliche Wasser seiner Umgebung entziehen. Es tritt dann allmählich eine starke Kondensierung der im Ei enthaltenen Nährstoffe ein.

Im bezug auf die Fettkörperfärbungen der Cladoceren, die sich, wie ihr Name sagt, im Gewebe des Fettkörpers, der ölige Reservestoffe speichert, finden, sagt Wagler, daß es die letzteren sind, die eine Färbung hervorrufen. So bestehen die Reservestoffe nach ihm bei den Cyclopiden aus rot und blau gefärbten Carotinen. „Die Färbungen sind lediglich Zeichen eines gewissen Wohlbefindens und guter Ernährung. In Kulturen läßt sich das leicht nachweisen. Bei reichlicher Chlorellafütterung reagierten meine Versuchstiere von Longispina binnen wenigen Tagen mit intensiver Carminfärbung. Eine kurze Hungerperiode bewirkte sofort Farblosigkeit."

Ich selbst versuchte mit Hilfe des Mikro-Spektroskopes (Spektral-Okular nach Abbé mit Wellenlängenskala, das mir liebenswürdigerweise vom Physikalischen Institut der Universität Leipzig zur Verfügung gestellt wurde) unter dem Mikroskop spektralanalytisch die Farbstoffe zu analysieren. Zu diesem Zwecke nahm ich das Blut schlechtgefütterter und sehr gut ernährter Tiere ebenso wie dasjenige solcher Daphniden, die sich in lebhafter Ei- oder Ephippienbildung befanden, und beobachtete die Körperflüssigkeit mit Hilfe des Apparates auf dem Objektträger. Trotz mannigfacher Versuche gelang es mir nicht, die Absorptionslinien eindeutig zu analysieren, da häufig — insbesondere bei schlecht ernährten Tieren — die Linien so schwach waren, daß sie sich nur mit Mühe erkennen ließen, obgleich sich — wie ja zu erwarten stand — Unterschiede in Lage und Stärke der Bänder ergaben; wenn dieselben auch zwar gering waren, so ließen sich diese doch nicht als charakteristisch für den jeweiligen physiologischen Zustand hinstellen. Offenbar zeigt ein Gemisch der verschiedenen im Blut enthaltenen Stoffe keine eindeutigen Linien, sondern nur eine zerstreute Absorption. Es ist darum angebracht, die Farbstoffe entweder zu isolieren oder die Bänder im photographischen Bilde festzuhalten. Letzteres gedenke ich später zu tun.

Ohne mich weit auf ein Gebiet wagen zu wollen, auf dem als einem Neuland noch viel Grundlegendes sich dem Blick entzieht, und ohne aus einer relativ geringen Zahl vielleicht sogar nicht einmal ganz eindeutiger Ergebnisse verallgemeinernde Schlüsse ziehen zu wollen, springt doch die Ähnlichkeit und in einiger Hinsicht die völlige Übereinstimmung der hier zitierten Beobachtungen mit den in dieser Abhandlung angeführten Untersuchungen in die Augen, wie sich aus den folgenden Abschnitten zeigen wird. Vor allem scheint die Feststellung, daß Carotine die Rotfärbung hervorrufen

und die rötliche Farbe nur bei gutgenährten Tieren (mit hoher Depression) auftritt, durch die Konstatierung der hohen Gefrierpunktserniedrigungen bei solch wohlgenährten Tieren gestützt zu sein. Es wäre demnach die Carotinfärbung ein Ausdruck für das körperliche Wohlbefinden der Tiere, und es scheint nicht unbegründet zu sein, anzunehmen, daß Carotingehalt und hohe Depression äußere Indikatoren für ein mit Nährstoffen reich beladenes Blut sind.

2. Eigene Untersuchungen.

Um den Einfluß der Nahrung auf den Binnendruck näher zu untersuchen, wurden unter den verschiedensten Bedingungen und in wechselnder Zahl Versuche mit gefütterten und hungernden Tieren angestellt.

Im einzelnen war — sofern nichts anderes vermerkt ist — die Versuchsanordnung zumeist die folgende: der parthenogenetische Wurf eines Weibchens aus „normalen" Verhältnissen wurde in genau gleiche Teile geteilt. Die eine Hälfte der Tiere wurde nun in ein Kulturglas mit reicher Ernährung, die zumeist aus Algen bestand, gesetzt, während die „Hungerkultur" bei gleicher Temperatur und gleicher Belichtung in Wasser von der gleichen Beschaffenheit angesetzt wurde, das aber sorgfältig filtriert war und dem jeweils nur ganz geringe Nahrungsmengen, die zum Leben gerade notwendig waren, zugesetzt wurden.

Alle Versuche wurden bei annähernd gleichem Wasservolumen in kleinen, etwa 40 ccm fassenden Gläsern angestellt. Es braucht wohl nicht besonders hervorgehoben zu werden, daß die Qualität des Wassers in beiden Gläsern stets genau die gleiche sein mußte. Gestützt auf die guten Erfahrungen des Herrn Dr. U. v. Scharfenberg, der als „außerordentlich günstiges Futter" für Daphnia magna ein Algengemisch erkannt hatte, das hauptsächlich aus Scenedesmus und Fäden von Cladophoraceen besteht und das mir später in liebenswürdigerweise durch Herrn Dr. Ruttner aus der biologischen Station zu Lunz gesandt wurde, benutzte ich dies als „Mastfutter". Bei dieser Ernährung nahmen die Tiere meist bald eine leicht gerötete Blutfarbe als Zeichen für gutes Wohlergehen an und pflanzten sich sehr schnell fort. Auch Rinderblut, das in nicht zu großer Menge zugesetzt wurde, um Bakterienbildung zu verhindern und auf Nährgelatine gezüchtete Chlorellen, die dem Wasser zugesetzt wurden, erwiesen sich als günstige Nahrung. Waren die

Jungtiere schon in einem Zuchtglas geboren, das reichlich Algen und Detritus aufwies, so wurde die Hälfte des Wassers filtriert und ein Teil der Tiere bei ganz knapper Nahrung in das neue Glas mit dem filtrierten Wasser eingesetzt, während ich die andere Hälfte in dem alten Zuchtglas, dem zumeist noch Nahrung zugesetzt wurde, und das dann als nahrungsreich angesprochen werden konnte, beließ. Untersucht wurde zumeist diejenige Generation, die in der jeweiligen Kultur groß geworden war. Es erwies sich als nicht angängig, erst einen Wurf abzuwarten und dann das Muttertier oder den Wurf zu untersuchen, da sonst leicht individuelle Schwankungen das Resultat hätten beeinflussen können. Auch waren die Unterschiede gleich bei der ersten Generation so deutlich, daß von weiteren Untersuchungen abgesehen werden konnte.

Es wäre hier noch anzuführen, daß nur ganz sichere Resultate und ein Vergleich der Depressionen äußerlich gleich aussehender Tiere zur engeren Betrachtung herangezogen sind. Daraus erklärt sich auch die relativ geringe Zahl der veröffentlichten Bestimmungen.

Zu allen Tabellen ist auch hier jeweils eine graphische Darstellung hinzugefügt, die das Verhältnis der einzelnen Ergebnisse untereinander anschaulicher machen soll. Zunächst führe ich einige Untersuchungen an Individuen an, die nicht einem parthenogenetisch sich fortpflanzenden Weibchen entstammen, sondern nur zu ein und derselben Kultur gehören.

Versuch 1.

Es wurde zunächst eine Anzahl Tiere einer Population, die aber nicht von einem parthenogenetischen Wurf herrührten und zumeist mit Eiern ausgestattet waren, einer Untersuchung unterzogen. Die Tiere entstammten dem Zementbecken eines Instituts-Aquariums (auf der Tabelle als „normal" bezeichnet), in dem sie seit einem Monat etwa lebten. Sie befanden sich ihrem äußeren Aussehen und der Zahl ihrer Eier nach unter guten Bedingungen. Eine Anzahl der Tiere wurde in gleichem Wasser ($\Delta = -0{,}03^0$ C) und bei gleicher Temperatur (Zimmertemperatur) in einem Versuchsglas isoliert und mit Rinderblut, andere mit Algen gefüttert und nach 4 Tagen untersucht. In beiden Fällen der besonderen Fütterung waren die Tiere röter und auch dicker geworden als die Tiere, die in der Normalzucht, der sie selbst entstammten, verblieben waren. Die Ergebnisse sind in folgender Tabelle vereinigt:

Tabelle 4.

Normalkultur:

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	10	mattrötlich	— 0,30°	3,6	—
2.	12	„	— 0,25°	3,0	—
3.	15	„	— 0,29°	3,5	—
4.	14	„	— 0,31°	3,8	—
5.	—	rötlich, klar	— 0,40°	4,8	—

Fütterung mit Rinderblut:

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	15	rötlich, klar	— 0,32°	3,9	—
2.	10	mattrötlich	— 0,35°	4,2	—
3.	—	rötlich	— 0,38°	4,6	—
4.	10	hellrötlich	— 0,35°	4,2	—

Fütterung mit Algen:

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	—	rötlich	— 0,33°	4,0	} Junge abgesetzt
2.	—	rötlich	— 0,33°	4,0	

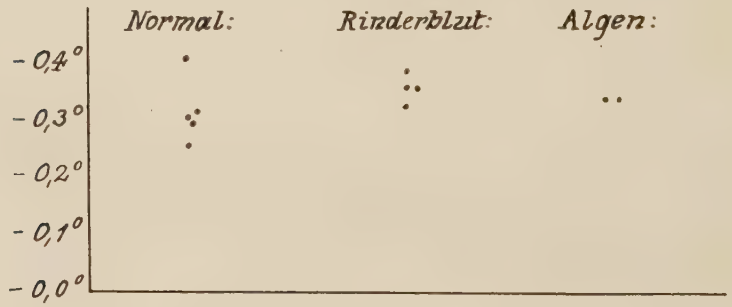

Fig. 6.

Aus der Tabelle ist deutlich das Ansteigen der Depressionswerte bei verbesserter Nahrung zu ersehen. Wenngleich die Tiere der „Normalkultur" an sich schon unter guten Bedingungen lebten, was seinen Ausdruck ja in den Eizahlen findet, so bewirkt doch ein reicheres Futter auch eine größere Anhäufung von Stoffen in der

Leibeshöhlenflüssigkeit, die ein Ansteigen des osmotischen Druckes hervorrufen. Das junge Tier, das noch keine Embryonen abgesetzt hatte, zeichnete sich durch besonders rote Färbung und dementsprechend durch den höchsten Depressionswert aus.

Versuch 2.

In einem Zimmeraquarium (Größe: 70:45:35 cm) war aus der Nachkommenschaft eines parthenogenetisch sich fortpflanzenden Weibchens im Laufe von 4 Wochen bei reichlicher Blutfütterung eine Kultur, deren Tiere sich bei fortdauernder Eiproduktion außerordentlich wohlbefanden, bei + 12° C gehalten worden. Das Wasser der Kultur besaß eine Depression von — 0,20° C. Einen Tag vor der Untersuchung wurden einige sehr wohl aussehende dicke Tiere mit Eiern in einem Versuchsglas bei Futtermangel isoliert; schon am nächsten Tage sah die Mehrzahl von ihnen wesentlich schlechter, blasser aus als am Tage zuvor. Einige Tiere lagen tot am Boden, bei anderen befanden sich die Eier des Eierstocks in vollem Zerfall (9). Zwei Individuen lagen ganz geschwächt am Boden; von Zeit zu Zeit mit den Antennen schlagend und sich ein wenig erhebend, fielen sie doch immer wieder von einer Seite auf die andere. Das Ovar zeigte sich beim Betrachten ohne Lupe infolge des Zerfalls als ein weißlicher, dicker, undurchsichtiger Fleck. In folgender Tabelle sind die Ergebnisse zusammengefaßt (Tabelle 5 und Fig. 7).

Tabelle 5.

Gefütterte Kultur:

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	—	gelblich-rot	— 0,25°	3,0	Jungtiere soeben abgesetzt
2.	10	rötlich, klar	— 0,28°	3,4	—
3.	6	mattrötlich	— 0,29°	3,5	—

Hungernde Kultur:

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	—	gelblich, lackfarben	— 0,18°	2,2	—
2.	6	hellgelblich	— 0,18°	2,2	—
3.	4	„	— 0,20°	2,4	—
4.	—	gelbrötlich	— 0,19°	2,3	Von Zeit zu Zeit auf der Seite liegend

Es zeigte sich also, daß die Symptome des Hungerns sehr schnell und sehr intensiv auftreten; die Tiere wurden matt, da offenbar ihr Turgor nicht mehr seine für die Tiere notwendige Größe aufrecht erhielt, in ihren Bewegungen träge; sie konnten sich nicht mehr richtig schwimmend erhalten und sanken bald zu Boden. Auch das Blut wurde deutlich blasser, bei längerem Andauern der Hungerperiode starben die Tiere ab. Die Ovarien waren schon vorher zer-

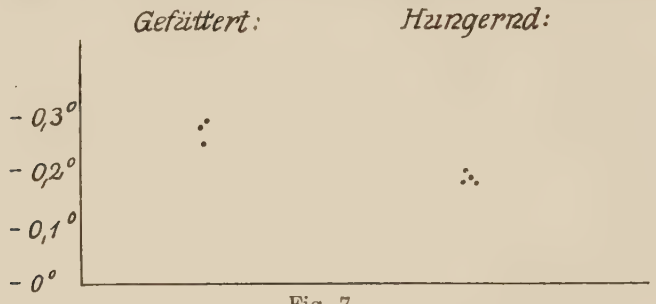

Fig. 7.

fallen. Alle diese Degenerationserscheinungen lassen sich nur so verstehen, daß das Blut nicht mehr die erforderliche Zusammensetzung aufwies, um einerseits dem raschen Stoffwechsel bei der Eiproduktion Genüge zu leisten, und andererseits, um den Turgor, den das Tier für sein Leben und sein Wachstum benötigt, aufrecht zu erhalten. Ein Sinken des Druckes in einem bestimmten Milieu hat also sehr rasche und für den Organismus offenbar gefährlichere Folgen als ein Ansteigen des Druckes um den gleichen Betrag.

Versuch 3.

Aus einer, bei + 13° C und mittlerer Ernährung in dünnem Wasser ($\Delta = -0{,}01°$ C) gehaltenen Zucht von Daphnia pulex wurden einige Tiere isoliert und bei + 20° C stark gefüttert; diese „Masttiere" wurden nach 11 Tagen untersucht. Das Ergebnis erhellt aus Tabelle 6 und Fig. 8.

Tabelle 6.
Normalkultur:

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	12	rötlich, klar	— 0,25°	3,0	Aus 3 Individuen
2.	10	„ „	— 0,28°	3,4	Aus 2 Individuen
3.	3	„ „	— 0,32°	3,9	—

11 Tage bei +20° gehalten und stark gefüttert:

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	4	rötlich	−0,55°	6,7	—
2.	—	rot	−0,57°	6,9	—

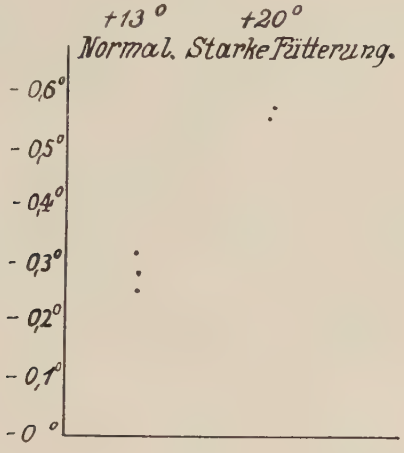

Fig. 8.

Es ist dies einer der wenigen Versuche, die mir mit Daphnia pulex gelungen sind. Zumeist scheiterten sie an der Kleinheit dieser Tiere, ein Umstand, der sich besonders dann geltend machte und die Ausführung der Untersuchung in Frage stellte, wenn es sich um weniger gut genährte Individuen handelte. Ich mußte darum auch hier mehrere Individuen zusammen untersuchen, um genug Blutflüssigkeit zu erhalten.

Versuch 4.

Einer, einem parthenogenetisch sich fortpflanzenden Weibchen entstammenden, großen Zucht wurden 30 Weibchen entnommen und zu je 5 Stück in verschiedene Versuchsgläser bei gleicher Temperatur gebracht. Die Tiere waren alle auf ungefähr gleicher Entwicklungsstufe, keins hatte Eier im Brutraum, nur das Ovar war überall leicht angeschwollen; sie waren auch alle zu klein, um schon einmal einen Wurf abgesetzt haben zu können. Der Blutfarbton spielte überall leicht ins Rötliche.

Von 10 Exemplaren, die vorher gemessen waren und äußerlich

das gleiche Aussehen aufwiesen, war eine Durchschnittsdepression von $-0{,}21^0$ C (2,5 Atm.) festgestellt worden.

Von den 6 angesetzten Kulturgläschen besaßen je zwei das gleiche Wasser, und zwar

1. Wasser, dem die Tiere entstammten, $\Delta = -0{,}03^0$ C (Kultur A_1, A_2);
2. Wasser, dem Seewasser zugesetzt war, $\Delta = -0{,}12^0$ C (Kultur B_1, B_2);
3. Wasser, dem destilliertes Wasser zugesetzt war, $\Delta = -0{,}015^0$ C (Kultur C_1, C_2).

Die mit dem Index 1 bezeichneten Kulturen wurden reich mit Algen gefüttert, während ich die Kulturen mit dem Index 2 auf ganz spärlicher Ernährung hielt. Nach drei Tagen wurden die Tiere der Messung unterzogen. Leider waren in den Hungerkulturen mehrere Tiere eingegangen; auch konnte dies oder jenes Resultat nicht mit der nötigen Sicherheit festgestellt werden und ist darum hier nicht angeführt. Das Ergebnis ist in Tabelle 7 und Fig. 9 zusammengestellt.

Tabelle 7.

A_1 (gefüttert). Wasser: $\Delta = -0{,}03^0$ C:

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	12	rötlich, klar	$-0{,}22^0$	2,7	—
2.	8	„ „	$-0{,}23^0$	2,8	—
3.	4	rötlich, gelblich	$-0{,}22^0$	2,7	—
4.	8	rötlich	$-0{,}23^0$	2,8	—

A_2 (ungefüttert). Wasser: $\Delta = -0{,}03^0$ C:

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	—	gelblich	$-0{,}19^0$	2,3	—
2.	2	blaß, klar	$-0{,}18^0$	2,2	—
3.	—	leicht rötlich	$-0{,}21^0$	2,5	—

B_1 (gefüttert). Wasser: $\Delta = -0{,}12^0$ C:

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	2	rötlich-gelblich	$-0{,}21^0$	2,5	—
2.	2	gelblich-trüb	$-0{,}22^0$	2,7	—
3	8	rötlich, klar	$-0{,}23^0$	2,8	—
4.	7	rötlich	$-0{,}25^0$	3,0	—
5.	6	rötlich	$-0{,}32^0$	3,9	—

B_2 (ungefüttert). Wasser: $\Delta = -0{,}12^0$ C:

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	—	blaß, fast weißlich	$-0{,}18^0$	2,2	Die übrigen Tiere sind alle tot
2.	—	„ „ „	$-0{,}15^0$	1,8	

C_1 (gefüttert). Wasser: $\Delta = -0{,}015^0$ C:

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	8	rötlich, hell	$-0{,}22^0$	2,7	—
2.	7	„ „	$-0{,}20^0$	2,4	—
3.	9	„ „	$-0{,}19^0$	2,3	—

C_2 (ungefüttert). Wasser: $\Delta = -0{,}015^0$ C:

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	—	blaß, gelblich	$-0{,}10^0$	1,2	Schale seidenpapierartig
2.	—	leicht rötlich	$-0{,}12^0$	1,4	
3.	—	blaß, gelblich	$-0{,}11^0$	1,3	

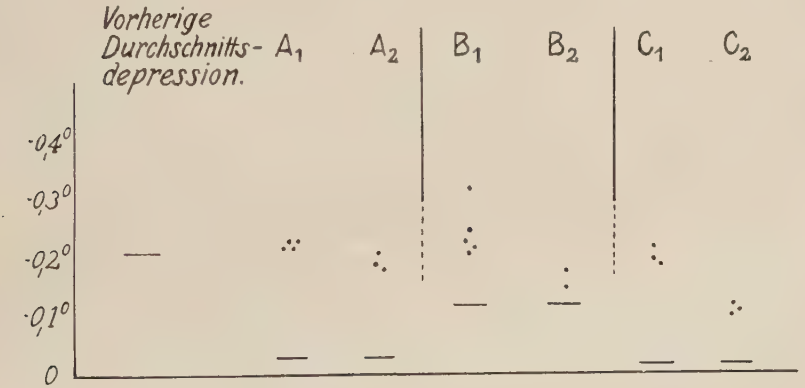

Fig. 9.

Es zeigte sich bis auf eine Ausnahme, daß alle Tiere in den nicht gefütterten Kulturen ohne Eier blieben und daß sämtliche „Hungerindividuen" — gleichgültig, ob sie in einem Medium von stärkerer oder schwächerer Konzentration lebten — einen wesentlich geringeren Blutdruck aufwiesen als die Schwestertiere der Parallelkultur. Dieser Unterschied wird noch gravierender, wenn man in Betracht zieht, daß die Hungertiere keine Eier zu bilden hatten,

während alle gefütterten Tiere Eier bildeten und demnach einen geringeren Blutdruck aufwiesen, als wenn sie selbst ohne Eier gewesen wären. (Vgl. hierzu Kapitel: Ind. Schwankungen.)

Es sind diese Blutdrucksschwankungen innerhalb der Parallelkulturen also alle unabhängig vom äußeren Medium, sie treten ebensowohl in Kulturen mit dichterem Medium auf wie in solchen geringeren Salzgehaltes. Es läßt sich aber deutlich erkennen, daß mit Steigerung des Salzgehaltes des Wassers auch eine Steigerung des Druckes in der gefütterten Kultur „angestrebt" wird, wohingegen umgekehrt ein Fallen des Salzgehaltes im Kulturglas, dem destilliertes Wasser zugesetzt war, auch ein Sinken des Druckes selbst in der gefütterten Kultur zur Folge hat (C_1). Entsprechend steht aber dann auch die Depression der Hungerkultur tiefer (C_2).

In allen Fällen tritt deutlich der Einfluß der Nahrung auf den Blutdruck in dem Sinne zu Tage, daß die gefütterten Tiere stets einen größeren Binnendruck aufweisen als die nicht gefütterten.

Hier ist noch einer Beobachtung zu gedenken: es zeigte sich beim Präparieren, daß die Tiere der Hungerkulturen im Gegensatz zu denen der wohl gefütterten Kulturen einen offenbar viel dünneren Panzer aufwiesen. Während bei den wohlgenährten Exemplaren der Panzer sich fest und stark zeigte und den Körper straff umspannte, wenn man die Tiere mit Fließpapier abtrocknete, fiel dieser bei den Hungertieren sofort „seidenpapierartig" zusammen und zeigte bei weitem nicht die Festigkeit des Panzers wohlgenährter Tiere. Auch der „Hungerknick" (10) ließ sich häufig nachweisen.

Versuch 5.

Um zu erfahren, ob Tiere, die nicht gemeinsam von einem und demselben Weibchen abstammten, auch in gleicher Weise unter dem Einfluß mangelnder Ernährung litten, wurde folgender Versuch ausgeführt.

Aus einem im Freien im Spätherbst gefischten Material wurden sorgfältig Tiere von gleichem Aussehen isoliert und in zwei verschiedene, gleich große Zuchtgläser verteilt. Die Daphniden waren durchgehends solche, die infolge ihrer Kleinheit, ihres rötlichen Aussehens und ihrer leichtgeschwollenen Ovarien unschwer darauf schließen ließen, daß sie vor der ersten Eiproduktion standen, mithin durch vorausgegangene Würfe nicht „geschwächt" waren. Das Wasser der Kulturen war von der gewöhnlichen Depression des

Aquariumwassers $\Delta = -0{,}03^0$ C), die Temperatur betrug etwa $+18^0$ C. Während dem einen Zuchtglas nur anfangs einiger Schlamm und Detritus zugesetzt wurde und dasselbe dann sich selbst überlassen blieb, setzte ich dem anderen, wenn auch in bescheidenem Umfange, einigen „Mudd" zu. (Nach Scharfenberg Algen, die schon einmal den Darm von Crustaceen passiert haben). Dieser Futterzusatz war aber zu unbedeutend, um die Tiere zu reicher Eibildung zu bringen oder um sie als besonders gut „gemästet" bezeichnen zu können. Immerhin zeigte schon binnen kurzem ihr Aussehen, das eine leicht rötliche Farbe aufwies, während ihr Ovar ganz dünn geschwollen war, daß sie sich in besserem Ernährungszustande befanden, als die sich selbst überlassene Parallelkultur. Zur Eibildung kam es aber bei ihnen nur in einem einzigen Falle.

Diese Tiere wurden nun 8 Tage lang ihrem Schicksal im Kulturglase überlassen. Nachdem ich dann erst die Tiere, die sich im „Hungerglas" befanden, und dann die eine Hälfte der Tiere des in geringerem Umfange gefütterten zweiten Glases untersucht hatte, setzte ich dem zweiten Glase Rinderblut zu, bis das Wasser einen rötlichen Ton, etwa von dem Aussehen eines ganz dünnen Himbeerwassers, aufwies. In dieser „Nahrung" ließ ich die Tiere noch eine Anzahl von Stunden leben, dann unterzog ich auch sie der Blutdruckbestimmung.

Das Ergebnis dieser Bestimmungen weist folgende Tabelle auf:

Tabelle 8.

Ungefüttert:

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	—	mattrötlich	$-0{,}18^0$	2,2	—
2.	—	hellrotgelblich	$-0{,}14^0$	1,7	—
3.	—	schwachrötlich	$-0{,}15^0$	1,8	—
4.	—	hellgelblich	$-0{,}16^0$	2,0	—
5.	—	rötlich	$-0{,}17^0$	2,1	—
6.	—	rötlich	$-0{,}18^0$	2,2	—

Mäßig gefüttert:

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	—	rötlich-gelblich	$-0{,}21^0$	2,5	—
2.	—	„ „	$-0{,}22^0$	2,7	—
3.	—	„ „	$-0{,}21^0$	2,5	—

Blutfütterung:

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	—	rötlich	— 0,27°	3,3	—
2.	—	„	— 0,24°	2,9	—
3.	—	„	— 0,22°	2 7	—

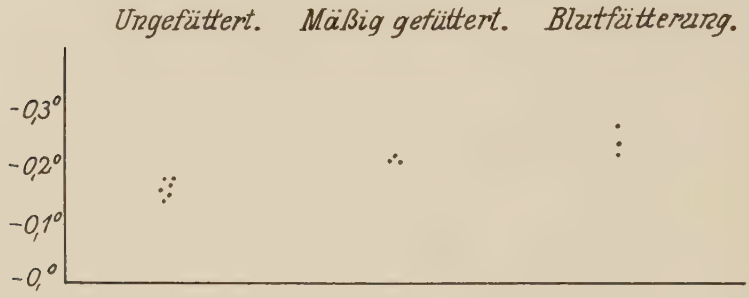

Fig. 10.

Aus den vorliegenden Resultaten erhellt mit großer Klarheit, daß auch Tiere, die nicht von einem Mutterindividuum abstammen, aber etwa in gleichem Alter sind oder — anders ausgedrückt — in ihrer körperlichen Beschaffenheit, soweit sich diese äußerlich erkennen läßt, auf gleicher Stufe stehen und sich nicht in verschiedenen physiologischen Zuständen befinden, zumeist in etwa gleicher Stärke und gleichem Sinne auf Nahrungseinflüsse reagieren. Dabei ist noch besonders in Betracht zu ziehen, wie minimal die Ernährungsunterschiede in den beiden Fällen sind und andererseits, wie schnell und erheblich der Organismus der Tiere auf eine gute Ernährung reagiert.

Es ist als feststehend anzusehen, daß auch Daphniden, die verschiedenen Muttertieren entstammen, im wesentlichen in gleicher Richtung und Stärke auf Nahrungsmittel oder -überfluß in der Zusammensetzung ihrer Körperflüssigkeit reagieren, sofern sie sich in etwa gleichen physiologischen Zuständen befinden.

Selbstverständlich reagieren alle Individuen einer Kultur — gleichviel ob sie jung oder alt sind, in Dauerei- oder Subitaneibildung sich befinden — auf Veränderungen der Nahrungsverhältnisse in gleichem Sinne; nur ist die Stärke ihrer Reaktionen, die bedingt ist durch ihre „Reaktionsfähigkeit", verschieden. Die Änderungen lassen sich dann nicht gut erkennen (sofern sie überhaupt konstatierbar sind),

wenn man Tiere jedmöglichen Alters nimmt, da dann häufig individuelle Schwankungen einen erheblichen Einfluß ausüben und ein klares Bild unmöglich machen. Man muß darum, um die Reaktionen deutlich zu erkennen, Tiere gleichen Alters nehmen.

Denn selbst Tiere einer Population, die verschieden alt sind, aber sich trotzdem in scheinbar gleichem Zustande befinden — z. B. alle Weibchen ohne Eier, sei es nun, daß noch gar keine gebildet worden sind oder schon ein oder mehrere Würfe abgesetzt worden sind — weisen zumeist wesentlich verschiedene Depressionen auf. Ein gutes Beispiel dafür ist folgender Versuch:

Versuch 6.

Es wurden einer alten, bei Zimmertemperatur gehaltenen und wenig gepflegten Kultur, in der sich einige Weibchen mit Eiern befanden, aufs Geratewohl Weibchen ohne Eier entnommen und untersucht. Das Wasser besaß eine Depression von $-0{,}03^0$ C.

Es zeigte sich deutlich ein wesentliches Schwanken der Depressionen um einen ideellen Durchschnittspunkt bei allen Weibchen ohne Eier, obwohl die Tiere unter vollkommen gleichen Bedingungen gelebt hatten. Es kann diese Erscheinung nur in den individuellen Verschiedenheiten der Blutbeschaffenheit des Organismus begründet sein. Ältere Tiere zeigen zumeist (nicht immer!) eine geringere Gefrierpunktserniedrigung als jüngere Tiere. Ganz alte Weibchen haben stets einen sehr geringen Blutdruck.

Die gleichen Erscheinungen zeigen sich aber auch bei den sogenannten Mastkulturen.

Versuch 7.

Daß die Ernährung auch für die Bildung von Eiern und Ephippien von Bedeutung ist, habe ich vielfach beobachten können. In bezug auf die Depressionen derartiger Daphniden kommen die Unterschiede in folgenden Versuchen zum Ausdruck.

Ich hatte einen Wurf eines Weibchens, bestehend aus 16 Individuen, zur Messung des Längenwachstums in einem Kulturglas bei anfangs guter Ernährung gehalten. Da das Gläschen im Seitenraum des Institutsaquariums stand, so war seine durchschnittliche Temperatur die des geheizten Zimmers, etwa $+16^0$ C. Die Tiere wuchsen rasch heran, etwa alle 2—3 Tage schritten sie zur Häutung, es bildeten sich bereits dicke Ovarien und nichts schien einer umfangreichen Eibildung im Wege zu stehen. Da wurde ich plötzlich an

der weiteren Durchführung der Messungen und der Fütterung — da das Futter mangelte — verhindert, um erst am 12. Tage nach dem Beginn der Unterbrechung mich wieder der Kultur widmen zu können. Dabei zeigte sich, daß etwa reichlich zwei Drittel der Tiere Ephippien aufwiesen, nur ein Tier zeigte vier Embryonen im Brutraum, die übrigen waren ganz ohne Fortpflanzungsprodukte.

Die Bestimmung der Gefrierpunktserniedrigungen ergab, daß Weibchen mit Ephippien große Depressionen aufweisen, während das eiertragende Tier offenbar zur Ernährung seiner Fortpflanzungsprodukte reichlich Stoffe dem Blut entnommen hat und demgemäß einen geringen Binnendruck besitzt. Schwankend ist die Stellung der Tiere ohne Eier, die scheinbar zum Teil durch eine vorausgehende Geburt geschwächt sind.

Versuch 8.

Die Brut eines parthenogenetisch sich fortpflanzenden Weibchens (8 Tiere) wurde bei guter Ernährung und bei Zimmertemperatur in einem Kulturglas mit gewöhnlichem Aquariumwasser aufgezogen. Die Tiere wuchsen schnell heran und bereits am 16. Tage schwamm die erste abgesetzte Brut im Glas umher. Ich untersuchte nun am 26. Tage fünf der Muttertiere, die alle geworfen hatten und bereits alle wieder leichte Anschwellungen des Ovariums zeigten, auf ihre Depressionen, während ich die drei übrigen Mutterindividuen in der Kultur ließ, in der aber nun die Ernährungsbedingungen immer ungünstiger wurden, da ja auch die Jungtiere nicht unbedeutende Nahrungsquantitäten verbrauchten. Als ich nach weiteren 15 Tagen die drei Muttertiere einer Untersuchung unterziehen wollte, zeigte sich, daß alle drei Tiere mit schwarzen bzw. dunkelbraunen Ephippien ausgestattet waren. Aus ihrem blassen Aussehen und der Tatsache, daß ihr Blutdruck — obgleich die Tiere Ephippien besaßen — gesunken war, konnte ich schließen, daß es ihnen nicht sonderlich gut ging. Eine Vermutung, die noch darin ihre Stütze fand, daß auch die jungen Tiere, die ja zumeist eine rötliche Färbung aufzuweisen pflegen, etwas blasser aussahen. So ist denn wohl der Schluß nicht unberechtigt, daß der Hunger ein Sinken des Reservestoffbestandes und damit des Druckes im Gefolge hatte. Es scheinen aber geringe Nahrung und ein Sinken des Binnendruckes mit der Ausbildung von Ephippien, die ja ihrerseits dann wieder ein Ansteigen des Druckes im Gefolge hat, Hand in Hand zu gehen. (1 c. Kap. Ind. Schwankungen).

Versuch 9.

Der Vollständigkeit halber führe ich hier beiläufig noch kurz die einzigen Resultate an, die ich an einer bei Leipzig nicht vorkommenden Daphnide erhielt. Es handelt sich um Daphnia pulex obtusa, die Herr Professor Woltereck vor drei Jahren aus Lunz in Niederösterreich mitgebracht und in seinen Kulturen gezüchtet hat und mir liebenswürdiger Weise zur Untersuchung zur Verfügung stellte. Leider war es infolge der Kleinheit dieser Tiere nur an einigen wenigen Exemplaren möglich, den Körperflüssigkeitsdruck zu bestimmen.

Ich hielt einen Teil der Exemplare einen Tag lang in dem Wasser, in dem sie aufgewachsen waren ($\Delta = -0{,}03^0$ C) bei gutem Futter. Einige Daphniden isolierte ich und ließ sie zwei Tage hungern. Zu meinem Bedauern mußte ich dann aber feststellen, daß die hungernden Tiere, als es sich darum handelte, ihnen die Körperflüssigkeit abzusaugen, ganz zusammenfielen und es mir schlechterdings unmöglich war, aus einem Exemplar genug Flüssigkeit zur Bestimmung der Gefrierpunktserniedrigung abzusaugen. Aus diesem Grunde habe ich von den Hungertieren nur ein Ergebnis, das sich noch dazu auf eine Bestimmung aus dem gemeinsamen Blut von fünf verschiedenen eierlosen Individuen stützt.

Bei den gefütterten Exemplaren zeigte sich, daß das kleinste Tier, das auch die wenigsten Eier besaß, den höchsten Blutdruck aufwies.

Tabelle 9.

Gute Fütterung:

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	10	blaßrot	$-0{,}45^0$	5,4	—
2.	6	„	$-0{,}54^0$	6,5	—
3.	12	„	$-0{,}46^0$	5,6	—

Hungernd:

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	—	hellrötlich	$-0{,}36^0$	4,4	Blut aus 5 Individuen

Kapitel 3.

Einflüsse der Konzentrationsänderung des äußeren Milieus.

1. Bisherige Ergebnisse.

In Erwägung der Erscheinung, daß Plankton sich auch in fließendem Wasser zu halten vermag, wird der Biolog vor die Frage gestellt, wie sich denn das Plankton da verhält, wo es unter natürlichen Verhältnissen in ein anderes Medium versetzt wird, also zum Beispiel an der Mündung der Flüsse. Wird nun der steigende Salzgehalt oder umgekehrt die sinkende Konzentration zur Vernichtung des Planktons führen? Oder werden Schwankungen des Salzgehaltes des umgebenden Mediums den Körperbau beeinflussen? Vielleicht könnte von den Resultaten der in dieser Richtung angestellten Untersuchungen ein Streiflicht auf die verwickelten Vorgänge der Artbildung geworfen werden.

Sollte es gelingen, Varietätenbildung — ist man doch geneigt, Varietäten als beginnende Arten anzusprechen — scharf und sicher unter dem Einfluß der Änderungen des äußeren Mediums festzustellen, so kann man sich wenigstens theoretisch der Einsicht nicht verschließen, daß es möglich wäre, daß im Laufe der Zeit aus diesen Varietäten nach Fixierung ihrer wichtigsten Erscheinungsformen auch Spezies entstehen könnten.

Die bei langsamem Ansteigen des Salzgehaltes sich einstellenden Anpassungserscheinungen und die Beeinflussung des ganzen Körperbaues durch den Salzgehalt (Druck) des umgebenden Mediums dürfen unter diesem Gesichtspunkte das größte Interesse beanspruchen. So lag denn nichts näher, als auch die jeweiligen Anpassungen des Blutdruckes einer Untersuchung zu unterziehen und der Lösung der Frage näher zu kommen, in welcher Weise der Blutdruck auf die Schwankungen des Milieus antwortet.

Derlei Beobachtungen lassen sich nun auf zweierlei Weise vornehmen, einmal, indem man die im Freien unter natürlichen Verhältnissen in verschiedenen Flüssigkeitskonzentrationen aufgewachsenen Tiere einem genauen Vergleich unterzieht und zweitens, indem man durch Züchtung im Laboratorium unter möglichster Ausschaltung störender Faktoren bei künstlicher Veränderung der Milieukonzentration den Einfluß auf den Blutdruck zu erforschen sucht. Leider war es mir aus Mangel an geeignetem Material nur in sehr be-

schränktem Umfange möglich, auf die erste Weise dem Ziele näher zu kommen. Ich mußte mich im wesentlichen viel mehr auf methodische Versuche im Laboratorium beschränken, wobei aber insbesondere folgender Erscheinung Rechnung zu tragen war.

Naturgemäß müssen die Wirkungen eines plötzlichen Wechsels des Mediums und eines ganz allmählichen Überganges in ein neues Medium sehr verschieden sein. Auch ist ja das Verhalten der verschiedenen Spezies ein ganz verschiedenes; ist doch ein außerordentlich großer Teil von Organismen schon sehr empfindlich gegen geringe Schwankungen des Salzgehaltes ihres Mediums, wobei eine plötzliche Änderung häufig den raschen Tod im Gefolge hat.

Nach mannigfachen Versuchen aber ist uns andererseits nicht unbekannt geblieben, daß bei langsamer Anpassung sich ein Organismus so an ein neues Medium anpassen kann, daß ihm ein Weiterleben in seinem früheren Medium zur Unmöglichkeit wird. In glänzender Weise hat das schon vor längerer Zeit Paul Bert gezeigt. In einem Aquarium mit allmählich steigendem Salzgehalt paßte er Daphniden, die an und für sich sehr empfindlich gegen Salz sind, an eine Lösung an, deren Salzgehalt etwa 1,3% war; brachte er diese Tiere in Süßwasser zurück, so starben sie. Nach 45 Tagen erreichte der Salzgehalt eine Stärke von 1,5%. Hier gingen sämtliche Tiere zugrunde, nur den Eiern, die in ihren Bruträumen am Leben blieben, entschlüpfte eine neue Daphnidengeneration, die in der salzreichen Umgebung, die der vorhergehenden Generation den Tod gebracht, sich gut entwickelte. „Das Individuum geht zugrunde, aber die Art paßt sich an". (I. Walther.)

Neuerdings hat Phillipson bei Anodonta cygnea über Anpassung an Meerwasser experimentiert, und er kommt nach seinen Erfahrungen in physikalischer Hinsicht zu der Ansicht, daß die äußeren Salze in den Organismus eindringen, um hier den osmotischen Druck zu erhöhen.

So mußte denn auch die experimentelle Untersuchung nach Möglichkeit darauf zielen, die Wirkungen plötzlichen Wechsels einerseits und langsamer Anpassung andererseits zu ergründen und zu erklären. Es konnte sich dabei weniger um Feststellung der Lebensfähigkeit oder ihrer äußeren, morphologischen Begleiterscheinungen, als vielmehr um Bestimmung des Unterschiedes des osmotischen Druckes des Mediums und desjenigen der Individuen handeln.

Obwohl im großen und ganzen mehr Individuen aus künstlichen Konzentrationen zur Untersuchung herangezogen werden konnten, so genügte doch die Zahl der letzteren vollauf, um mit Deutlichkeit die Beobachtung zu erhärten, daß weitgehende Anpassungserscheinungen bei Daphnia magna festzustellen sind.

Vorher aber ist es von Interesse, einen Blick auf die bisherigen Versuche über Anpassungen an verschiedene Salzlösungen zu werfen.

Infolge ihrer interessanten morphologischen Erscheinungen und der auf ihnen sich aufbauenden Anpassungstheorien sind die von Schmankewitsch in der freien Natur an südrussischen Seen und späterhin auch bei Experimenten im Laboratorium angestellten Beobachtungen von weittragender Bedeutung geworden. Auf Grund seiner Studien an Artemia Salina, die infolge eines Dammbruchs bei einer Frühjahrsüberschwemmung unter natürlichen Verhältnissen sich im Kujalniker Liman im Laufe der Zeit an ganz verschiedene Konzentrationen anzupassen gezwungen war, kam er zu dem Ergebnis, daß Artemia salina in Salzwasser von abnehmender Konzentration bestimmte Varietäten hervorbringt, die sich in ihrem Aussehen deutlich dem Genus Branchipus nähern, während umgekehrt in stärker konzentriertem Wasser Artemia salina allmählich die Erscheinungsform der Artemia Mühlhausenii annimt. Bei eingehenderen Versuchen gelang es ihm nun aber, auch den Krebs Branchipus, der an sich an ein salzarmes Medium gewöhnt ist, an ein salzreicheres zu akklimatisieren, und dabei zeigte sich, daß Branchipus in seinem Aussehen der in dem stärker salzhaltigen Medium heimischen Artemia salina immer ähnlicher wurde. Umgekehrt nahm Artemia salina infolge von Verminderung des Salzgehaltes mehr und mehr den Charakter von Branchipus an. So zieht sich denn bei Schmankewitsch als leitender Grundgedanke durch seine Arbeiten die Anschauung, daß die beiden Gattungen Artemia und Branchipus im Laufe der Entwicklung durch den Einfluß des Salzgehaltes des umgebenden Mediums aus einer gemeinsamen Stammform entstanden seien.

Diese Auffassung nun, daß unter natürlichen Verhältnissen im Freien der Einfluß des Salzgehaltes allein schon ausreiche, um an einem Ort bestimmte Varietäten zu schaffen, blieb nicht unwidersprochen. So kam nach seinen Studien Bateson zu wesentlich anderen Ergebnissen, die den Einfluß des Salzgehaltes gänzlich in Abrede stellten: „almost each locality has its own pattern of Artemia,

which differs from those of other localities in shades of colour, of average, size or in robustness, and in the average number of spines on the swimming feet, but none of these differences seem to be especially connected with the degree of salinity." Auch Samter und Heymons, die den Einfluß des Salzgehaltes in eingehender Würdigung der Untersuchungen Schmankewitschs einer erneuten Prüfung an den gleichen Objekten unterzogen, stellten den modifizierenden Einfluß des Salzgehaltes auf den Körperbau durchaus nicht in Abrede. Sie kamen aber zu der Einsicht, daß Änderungen des Salzgehaltes zwar die Entstehung neuer Variationen begünstigten, daß aber ohne Hinzutreten weiterer Faktoren die Salzkonzentration allein niemals imstande ist, zur Entstehung neuer Typen, die sich in dem herkömmlichen Sinne als formbeständige Rassen oder Abarten mit fixierten Eigentümlichkeiten ansprechen lassen, zu führen.

„Wir sind zurzeit bei der Artemia salina ebensowenig wie bei anderen Tieren imstande, diese Bedingungen im einzelnen genauer zu analysieren; wir dürfen aber wohl mit Bestimmtheit annehmen, daß die verschiedenen Bestandteile der speziellen chemischen Zusammensetzung des Wassers, die an den verschiedenen Fundorten immer eine etwas andersartige sein wird, die hiervon abhängigen verschiedenartigen Ernährungsbedingungen, die an verschiedenen Lokalitäten sich in abweichender Weise geltend machenden klimatischen Einflüsse, die jeweilige Intensität der Sonnenbeleuchtung und anderer Umstände hierbei in Betracht kommen werden, abgesehen davon, daß auch innere, konstitutionelle Ursachen maßgebend gewesen sein mögen, welche sich weiter vererbten und damit der Lokalrasse einen bestimmten Typus verliehen."

Schmankewitsch wollte ja durch seine Feststellungen auch keine neuen Arten aufstellen, sondern nur auf den Weg aufmerksam machen, den die Natur bei Bildung neuer Arten beschritten haben könnte.

Deutlich feststellen lassen sich aber auch Änderungen der Wachstumsverhältnisse unter dem Einfluß des veränderten osmotischen Druckes der Außenflüssigkeit. So nimmt nach Samter und Heymons bei Artemia salina die Körperlänge bei steigender Konzentration deutlich ab; die absolut größten Individuen der Artemia salina befanden sich in schwächer salzigem, die kleinsten in stärker salzigem Wasser. Auch relativ waren die Tiere im Salzwasser

niedrigerer Konzentration größer als in Wasser von höherem Salzgehalt. Eine streng gesetzmäßige Abhängigkeit der Körperlänge von der Salzkonzentration ließ sich aber nicht nachweisen. So ist denn nach den Angaben beider Autoren unter natürlichen Verhältnissen der Einfluß des Salzes nicht ausreichend, um neue Varietäten zu bilden.

Neuerdings hat Nadeschda Gajewski durch Untersuchungen, in deren Resultate ich Einblick erhielt, parallel der Konzentrationsänderung des Salzwassers Schritt für Schritt Variationen in der Organisation von Artemia salina festgestellt: „Die ganze Körperlänge variiert abhängig von dem Salzgehalte des Wassers von 7—8 mm bei 22° Baumé bis 16—18 mm bei 3°."

Auch für höhere Pflanzen verzeichnet Bottazzi die bemerkenswerte Beobachtung, daß mit dem Steigen der Konzentration der Salze in Kulturböden das Längenwachstum verzögert wird.

In der modernen Tierphysiologie, insbesondere in den Untersuchungen über das Wachstum, ist bisher viel zu wenig Wert auf die physiologischen Bedingungen des Wachstums, vor allem auf die Konstatierung des osmotischen Druckes der Außenflüssigkeit und der Binnenflüssigkeit gelegt worden. Der erste, der dem osmotischen Druck im Wachstumsgeschehen bei Tieren den gebührenden Wert beilegte, war Jacques Loeb, der auf die Wichtigkeit osmotischer Vorgänge und des Binnendruckes für das Wachstum der Tiere hinwies: „Das Wachstum und die Regeneration bei Tubularia ist wie bei Pflanzen von der Wasseraufnahme abhängig in dem Sinne, daß durch eine verstärkte Wasseraufnahme der Zuwachs verstärkt, während er durch Herabsetzung der Wasserzufuhr verringert wird. . . . Mit abnehmender Konzentration des Seewassers nimmt das Längenwachstum kontinuierlich zu, bis es bei einem Salzgehalt von etwa 2,5% sein Maximum erreicht."

Eine mäßige Herabsetzung der Konzentration des Seewassers (um 33,33%) beschleunigte das Wachstum, während eine Erhöhung der Konzentration um den gleichen Betrag die Regeneration völlig oder nahezu unterdrückte.

Auch Herbst hält es für vollkommen sicher, daß die Ursachen der Abänderungen im normalen Entwicklungsgang, so z. B. in bezug auf die von ihm untersuchten Seeigeleier in dem veränderten osmotischen Druck zu suchen seien, den die in ihren Lösungen von ihm untersuchten Salze ausüben.

All diese Befunde lassen den Wert des Überdruckes für das Wachstum deutlich werden und geben eine Parallele zu den Feststellungen des engen Zusammenhanges zwischen Überdruck und Wachstum in den verschiedenen Medien.

In den folgenden Versuchen sind die eigenen Bestimmungen zusammengestellt.

2. Eigene Untersuchungen.

Versuch 1.

Um zu erfahren, ob plötzliche Veränderungen des Salzgehaltes des äußeren Milieus bei sonst gleichbleibenden Bedingungen Schwankungen in dem Blutdruck ausgewachsener Daphniden hervorrufen können, wurden einem parthenogenetisch sich fortpflanzenden Weibchen entstammende Tiere, die weder Eier noch Ephippien aufwiesen, in Kulturgläschen gebracht, deren Wasser in steigender Konzentration Kochsalz zugesetzt war. Das Wasser der Normalzucht besaß eine Depression von $\Delta = -0{,}02^0$ C, das der Kultur A von $\Delta = -0{,}04^0$ C, dasjenige der Kultur B von $\Delta = -0{,}11^0$ C (nach Loomis etwa 0,18 %), Kultur C von $\Delta = -0{,}20^0$ C (abgerundet 0,33 %), Kultur D von $\Delta = -26^0$ C (abgerundet 0,44 %). Es wurden nun die ausgewachsenen Tiere alle bei gleicher, mittelguter Ernährung und einer Temperatur von $+16^0$ C zu je fünf Individuen in die Versuchsgläschen gesetzt und nach 14 Tagen der Untersuchung unterzogen.

Die Resultate vereinigen sich in folgender Tabelle und Figur 11 (s. S. 66).

Tabelle 10.

A: Wasser: $\Delta = -0{,}04^0$ C:

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Abs. Δ[1])	Bemerkungen
1.	—	rötlich, leicht trüb	$-0{,}38^0$	4,6	$-0{,}34^0$	Junge abgesetzt
2.	—	rot	$-0{,}50^0$	6,1	$-0{,}46^0$	„ „

B: Wasser: $\Delta = -0{,}11^0$ C:

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Abs. Δ	Bemerkungen
1.	—	gelblich-rötlich	$-0{,}41^0$	5,0	$-0{,}30^0$	Junge abgesetzt
2.	—	„ „	$-0{,}42^0$	5,1	$-0{,}31^0$	—

[1]) Unter absolut. Δ ist die Differenz zwischen der Depression der Körperflüssigkeit und derjenigen des Außenmediums, also gewissermaßen die Depression des „Überdruckes“ zu verstehen.

C: Wasser: $\Delta = -0{,}20^0$ C:

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Abs. Δ	Bemerkungen
1.	—	blaß, dick	-0.41^0	5,0	$-0{,}21^0$	Junge abgesetzt
2.	—	rötlich	$-0{,}55^0$	6,7	$-0{,}35^0$	Lebhaft
3.	—	blaß	$-0{,}43^0$	5,2	-0.23^0	—
4.	—	„	$-0{,}47^0$	5,7	$-0{,}27^0$	—

D: Wasser: $\Delta = -0{,}26^0$ C:

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Abs. Δ	Bemerkungen
1.	Eph.	blaßrötlich	$-0{,}43^0$	5,2	$-0{,}17^0$	—
2.	—	gelblich	$-0{,}44^0$	5,3	$-0{,}18^0$	Matt
3.	Eph.	rötlich	$-0{,}47^0$	5,7	$-0{,}21^0$	Lebhaft
4.	—	„	$-0{,}49^0$	5,9	$-0{,}23^0$	Lebhaft

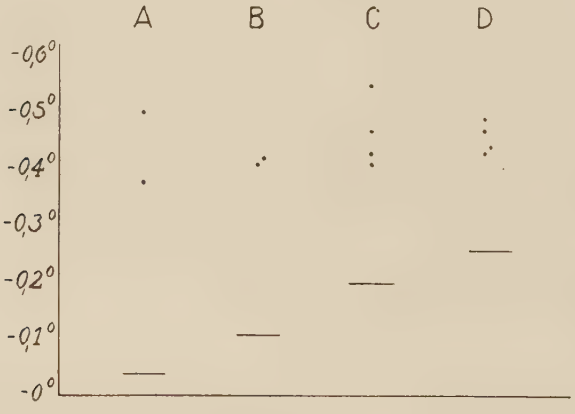

Fig. 11.
Die Striche bedeuten die Depression des Wassers der einzelnen Kulturen.

Es ist aus der Tabelle zu ersehen, daß sich ein ganz sanftes Ansteigen der Depressionen eingestellt hat. Mit dem Steigen des Salzgehaltes des Wassers wächst auch der osmotische Druck der Daphniden.

Eine Reihe von untersuchten Tieren, die unter normalen Bedingungen gelebt hatten, hatte zuvor als Durchschnittsdepression $\Delta = -0{,}4^0$ C ergeben. Dieses Anwachsen des osmotischen Druckes der Körperflüssigkeit geht nun aber nicht in denselben Stufen vor sich wie das des Außenmediums. Gerade in bezug auf die Be-

trachtung der Grenzen dieser Anpassungsfähigkeit ist es interessant zu konstatieren, daß demnach mit dem Ansteigen des osmotischen Druckes der Außenkonzentration der Überdruck des Organismus immer geringer wird. Es wird voraussichtlich — theoretisch betrachtet — sich bei weiterem Ansteigen des Außendruckes eine Konzentration finden, bei der der Organismus nicht mehr fähig ist, sich über den Außendruck mit seinem Binnendruck zu erheben. Der Überdruck wird dann gleich 0. Es muß die Grenze der Lebensfähigkeit für das Tier bedeuten, wenn der Turgor nicht mehr fähig ist, die Haut des Tieres zu straffen und damit die Fortbewegungsmöglichkeit zu garantieren.

Die relativ geringe Fähigkeit ausgewachsener Tiere, sich von dem äußeren Medium unabhängig zu machen und sich bei plötzlichen Veränderungen der äußeren Konzentration bis zu einem gewissen Grade zu emanzipieren, steht in gutem Einklang mit den schon oft konstatierten Befunden, daß ältere Tiere bei weitem nicht so anpassungsfähig sind als jüngere Individuen.

Der näheren Betrachtung wert scheint die Konstatierung, daß in den Kulturen mit niederer Depression mehr Jungtiere abgesetzt wurden, als in denen höheren Salzgehaltes, obwohl Ernährung und sonstige Lebensbedingungen die gleichen geblieben waren. Es zeigt sich in letzteren Kulturen vielmehr bald die Ausbildung von Ephippien.

Den höchsten Druck der Körperflüssigkeit weisen in den höheren Konzentrationen diejenigen Tiere auf, denen vor der Untersuchung infolge ihrer raschen Beweglichkeit und ihrer im Mittelmaß sich über den Bewegungsdurchschnitt der übrigen Individuen erhebenden Schnelligkeit das Prädikat „lebhaft" beigelegt wurde.

Daß langsame Anpassungen an hohe Konzentrationen möglich sind, soll folgende extrem hohe Gefrierpunktserniedrigungen aufweisende Kultur zeigen.

Versuch 2.

Einer Kultur in einem kleinen Versuchsglas waren einige Tropfen Seewasser zugesetzt worden und in dieses, weder giftig in schädlichem Grade, noch plasmolysierend wirkende Wasser hatte ich vier gleich aussehende Weibchen einer fremden Kultur gesetzt. Die Tiere wiesen beim Einsetzen äußerlich nicht die geringste Schädigung auf.

Um zu erproben, in wie hohem Grade die Tiere ein Ansteigen des Druckes ertragen können, wurde die ganze Kultur ohne Deckglas bei + 18° C in ein Heizaquarium gesetzt, so daß das Wasser ziemlich schnell verdunstete. Nach einigen Wochen war das Volumen des Wassers auf etwa ein Zehntel des früheren Volumens zusammengeschrumpft, so daß die Tiere nur außerordentlich wenig Raum zu ihrer Bewegung besaßen, es mochten etwa 8—10 ccm sein. Trotzdem zeigten sie keine Spur von Schwächung, außer einem Tier, das tot am Boden lag. Es schwammen noch drei Jungtiere herum. Auch darf nicht unterlassen werden, darauf hinzuweisen, daß sich Algen am Glasrand und am Boden Schlamm und Mudd befand, so daß die Tiere hinreichend Futter zu haben schienen. Zeigten sie doch auch eine leicht rötliche Farbe.

Noch kurze Zeit ließ ich die Tiere in diesem eingetrockneten Wasser, um die Konzentration sich noch erhöhen zu lassen; dann nahm ich sie aus dem Kulturglas und prüfte ihre Gefrierpunktserniedrigungen. Diese erwiesen sich nun, wie aus der folgenden Tabelle erhellt, als außerordentlich groß.

Tabelle 11.

Wasser: $\Delta = -0{,}51°$:

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Abs. Δ	Bemerkungen
1.	Eph.	leicht rötlich, klar	$-0{,}67°$	8,1	$-0{,}16°$	—
2.	—	rötlich, klar	$-0{,}66°$	8,0	$-0{,}15°$	—
3.	—	„ „	$-0{,}66°$	8,0	$-0{,}15°$	—

Leider konnten nur diese drei Tiere untersucht werden. Der hohen Gefrierpunktserniedrigung des Wassers entsprechend ist natürlich auch die Depression der Daphniden eine sehr große. Sie überragt die Gefrierpunktserniedrigung des Wassers noch um ein Bedeutendes, so daß der Überdruck ein ziemlich großer ist. Schon die rötliche Farbe der Individuen ließ darauf schließen, daß die Tiere hinreichend ernährt darum einen genügend großen Überdruck zu erzeugen imstande waren.

Daß plötzliche Anpassungen an ein konzentrierteres Milieu ohne Schwächung oder gar Tötung des Organismus aber nur innerhalb bestimmter Grenzen möglich sind, erhellt aus folgenden Versuchen.

Versuch 3.

Zum Zwecke langsamer Anpassung war einem Versuchsglas (Größe 3,5 : 8 : 10 cm) im Laufe einiger Tage langsam Seewasser, das den Becken des Institutsaquariums entnommen war, zugesetzt worden. Für Nahrung war durch vorhandene Algen und häufigen Algenzusatz ausreichend gesorgt. In diese Kultur waren nun anfangs einige junge Daphniden gesetzt worden, die sich durch Binnendruckregulation dem Wasser anpassen sollten. Aber nur zwei Individuen blieben am Leben, die anderen waren nach einigen Tagen tot zu Boden gesunken. Das Wasser hatte durch diesen langsamen Seewasserzusatz eine Depression von $-0{,}45^0$ C erhalten. Durch reichlichen Algenzusatz suchte ich diese Tiere nun zur Fortpflanzung zu bringen, ein Versuch, der leider nicht von Erfolg gekrönt war. Denn wenngleich die Tiere auch häufig Eier bildeten und es den Anschein hatte, als stehe das Absetzen einer Brut nahe bevor, so zerfielen die Eier doch stets wieder und die Fortpflanzung unterblieb. So sah ich mich zu meinem Bedauern genötigt, um auch diese Tiere nicht noch mehr zu schwächen, sie zu untersuchen, ohne Nachkommen erhalten zu haben. Ihre Depression betrug $\Delta = -0{,}50^0$ C und $\Delta = -0{,}47^0$ C.

Versuch 4.

Einem, von einem parthenogenetisch sich fortpflanzenden Weibchen entstammenden, in einem gesonderten Glas gezogenen Wurf, entnahm ich eine Anzahl Tiere, die alle mit Eiern ausgestattet waren, und setzte diese Tiere unvermittelt in das soeben beschriebene Seewasserkulturglas. Zum Vergleich wurden vorher fünf völlig gleich aussehende Tiere, ohne sie erst vorher in Seewasser zu bringen, untersucht. Sie entstammten wie alle die Versuchstiere, einem Kulturglas, dessen Wasser eine Depression von $\Delta = -0{,}02^0$ C besaß.

Die Resultate sind in Tabelle 12 und Figur 12 zusammengestellt.

Tabelle 12.

Salzwasser: $\Delta = -0{,}45^0$ C.

Angepaßte Tiere:

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	3	hell, klar, farblos	$-0{,}50^0$	6,1	
2.	6	ganz leicht rötlich	$-0{,}47^0$	5,7	—

Tiere aus normalen Wasser:

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	8	rötlich, klar	— 0,25°	3,0	—
2.	9	„ „	— 0,24°	2,9	—
3.	8	„ „	— 0,27°	3,3	—
4.	5	„ „	— 0,28°	3,4	—
5.	5	rötlich-gelblich	— 0,26°	3,1	—

Anpassungsversuch:

Nr.	Anpassungsdauer	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	1/4 Stunde	8	rötlich	— 0,33°	4,0	—
2.	1/2 „	4	„	— 0,39°	4,7	Ovar dick
3.	3/4 „	7	hell	— 0,34°	4,1	—
4.	3/4 „	10	„	— 0,38°	4,6	—
5	1 „	8	„	— 0,38°	4,6	—
6.	1 1/4 „	7	rötlich-gelblich	— 0,43°	5,2	—
7.	1 1/2 „	12	„ „	— 0,43°	5,1	—
8.	1 1/2 „	8	rötlich	— 0,44°	5,3	Ovar dick
9.	2 Stunden	12	„	— 0,41°	5,0	
10.	2 1/4 „	8	hellrötlich-gelblich	— 0,44°	5,3	—
11.	2 3/4 „	6	rötlich	— 0,48°	5,8	Ovar dick
12.	3 „	6	rötlich, trüb	— 0,53°	6,4	Am Boden liegend
13.	3 1/2 „	8	„ „	— 0,52°	6,3	
14.	3 3/4 „	—	—	—	—	Alle Tiere tot

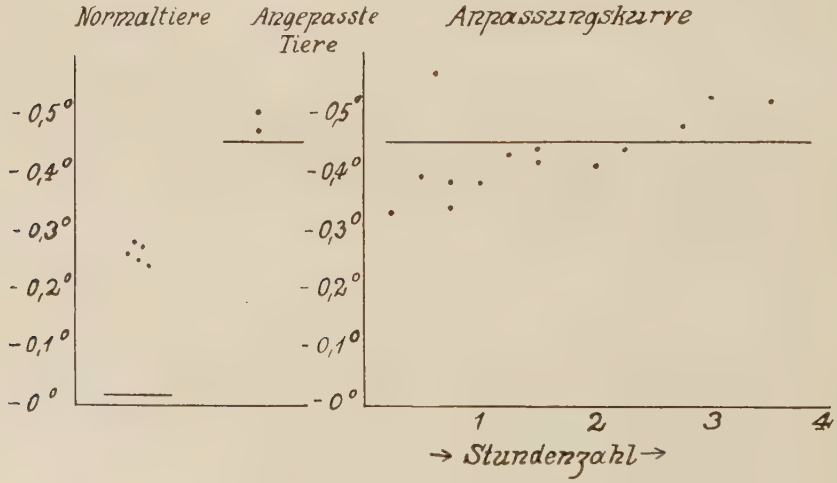

Fig. 12.

Wenn man in Betracht zieht, daß Daphniden (deren Binnendruck ein wesentliches Stück geringer ist als der osmotische Druck des Mediums, in das die Tiere gebracht wurden) in ein hypertonisches Medium kommen, so nimmt es zunächst wunder, daß die Tiere anfangs äußerlich nicht das mindeste Zeichen von Schwäche zur Schau tragen. Sie schwimmen in ihrem neuen Milieu zunächst ebenso rasch und sicher wie in dem Wasser, das sie bisher gewohnt waren. Allein gar bald machen sich äußere Zeichen einer gewissen „Schwäche" geltend; die Tiere schwimmen langsamer, sinken große Stücken jeweils zwischen den einzelnen Schlägen der Antennen, um schließlich nach etwa dreistündigem Verweilen in dem neuen Medium zu Boden zu sinken. Hier liegen sie dann auf der Seite oder auf dem Rücken, und nur ein langsames Schlagen der Füße zeigt, daß noch Leben in ihrem Körper ist. Endlich setzt auch dieses Schlagen aus, worauf alsbald der Tod eintritt. So waren denn auch die beiden zuletzt untersuchten Tiere (3 und $3^1/_2$ Stunde nach dem Einsetzen) auf dem Boden liegend gefunden worden, und nur ein aufmerksames Beobachten hatte verraten, daß sie die einzigen Exemplare unter den vielen am Boden liegenden Daphniden waren, in deren Körper noch Leben war.

Des weiteren aber zeigte sich bei Gewinnung des Blutes, daß die Tiere nach etwa einstündigem Aufenthalt in dem neuen Medium eine deutliche Schrumpfung des Körpers, insbesondere des Abdomens, aufwiesen. Diese Erscheinung trat besonders deutlich bei den Tieren hervor, die schon längere Zeit in dem Salzwasseraquarium verweilt hatten. Ihr Abdomen zeigte sich eigentümlich angezogen und häufig scharf abgeknickt. Auch war es nicht möglich, diesen Tieren die für ihre Größe übliche Quantität Blut zu entziehen.

Bei Betrachtung der Ergebnisse zeigt sich deutlich, daß eine „Anpassung" des Binnendruckes — sei es durch das Entziehen von Wasser durch das Außenmedium oder durch Salzaufnahme — bald eintritt. Wenn auch bei vorliegendem Versuche die rapide und große Anpassung den Tod im Gefolge hatte, so gibt es doch sicherlich auch Anpassungen an Konzentrationen, die nicht in so großem Umfange vor sich gehen und den Organismus nicht oder doch höchstens nur vorübergehend schädigen werden.

Das Ergebnis des vorliegenden Versuches ist aber insbesondere auch insofern überraschend, als die Veränderung des Binnendrucks sehr rasch vor sich geht. Schon nach etwa $2^1/_2$ Stunden ist der

Binnendruck der Tiere der gleiche wie derjenige des umgebenden Wassers.

Es drängt sich die Frage auf, in welcher Weise wohl die Regulation des Binnendruckes vor sich gehen mag. Die deutliche Verminderung der Blutmenge, die ich beim Absaugen wahrnehmen konnte, die Krümmung des Abdomens und die Schrumpfung des Körpers scheinen mit Sicherheit für den Prozeß einer Wasserentziehung seitens des Salzwassers zu sprechen. Andererseits aber nimmt es wunder, daß der Binnendruck in nicht unwesentlichem Grade über den Druck, den das Wasser aufweist, ansteigt. Wenngleich auch die Tiere zu ihrer Erhaltung, wie aus früheren Versuchen ersichtlich war, eines gewissen Überdruckes bedürfen, so ist doch nicht einzusehen, auf welche Weise die Erhöhung des Binnendrucks über den Außendruck nach Erreichung der Isotonie vor sich geht, wenn man nicht die Annahme machte, daß durch Aufnahme von Salzen aus dem Wasser dem Organismus die Erlangung des Überdruckes möglich gemacht würde. Es scheinen also Salze zu diosmieren.

Diese Annahme steht auch in guter Übereinstimmung mit den Versuchsergebnissen von Bottazzi, Frédéricq und Quinton, die feststellten, daß sich die Regulierung des Verhältnisses von Binnendruck und osmotischem Druck des äußeren Milieus nicht nur durch einen Diffusionsvorgang des Wassers vollzieht, sondern auch dadurch, daß Salze ausgetauscht werden.

Nun nimmt nach Frédéricq z. B. der Flußkrebs eine Ausnahmestellung insofern ein, als seine Kiemenmembran das Blut gegen das äußere Medium völlig abschließt. Man könnte also nach dieser Ansicht ähnlich wie beim Flußkrebs auch bei den Daphniden von einer Abhängigkeit des Binnendrucks vom Außendruck nur insofern noch reden, als die Crustaceen auf Variationen des Außendruckes mit solchen Veränderungen des Binnendruckes reagieren, die ihnen einen Überdruck über den osmotischen Druck der Außenflüssigkeit gewährleisten.

Plateau machte an einigen marinen Crustaceen bei unmittelbarer Übertragung aus Seewasser in Süßwasser die Erfahrung, daß die Tiere binnen weniger Stunden unter Salzabgabe zugrunde gingen.

Versuch 5.

Die Brut eines parthenogenetisch sich fortpflanzenden Weibchens wurde in drei gleiche Teile zu je 6 Stück geteilt und schon am ersten

Tage nach ihrer Geburt auf 3 Kulturgläser mit Wasser verschiedener Konzentration verteilt. Das Muttertier hatte bei einer Temperatur von durchschnittlich + 18° C bei gutem Futter sich sehr wohl befunden, was seinen Ausdruck auch in der guten Eizahl findet.

Bei gleichem Volumen und gleich guter Ernährung durch Algen kamen also je sechs Tiere auf drei Kulturgläschen von je etwa 70 ccm Wasser. Auch die bisherige Temperatur wurde beibehalten. Nur das Wasser der Kulturen wies eine verschiedene Beschaffenheit auf: Während das Wasser des Kulturglases 1 mit etwas destilliertem Wasser versetzt worden war und eine Depression von $\Delta = -0{,}03°$ C aufwies, hatte ich den Wässern der Kulturen 2 und 3 in steigender Quantität Seewasser zugesetzt, so daß sich die Depression in Nr. 2 auf $\Delta = -0{,}29°$ C, in Nr. 3 auf $\Delta = -0{,}39°$ C belief. Die sonstigen Bedingungen waren aber, wie erwähnt, vollkommen die gleichen geblieben; hielt ich die Zuchtgläser doch in einem Heizaquarium auf einer Glasplatte und setzte von Zeit zu Zeit allen Kulturen gleichmäßig Nahrung in Gestalt zerriebener Algen zu.

Zur Kontrolle des Wachstums wurden die Tiere später nach Ablauf einer Woche etwa aller zwei Tage gemessen, um festzustellen, ob das Milieu die Wachstumsgeschwindigkeit beschleunigen oder verzögern kann, oder ob sogar die bei der jeweiligen Häutung erreichte Größe variieren kann. Es zeigte sich dabei auch, daß die Tiere aus den dünnsten Medien eine zartere Schale aufwiesen, als die Tiere der anderen Medien, während in bezug auf äußerliches Aussehen die Tiere in Nr. 2 im Durchschnitt den besten Eindruck machten.

Die Untersuchung des Blutdruckes der Tiere wurde 4—6 Wochen nach dem Einsetzen der Jungtiere in die Kulturgläschen vorgenommen, so daß man annehmen kann, daß sich die Tiere ihrem Medium in jeder Weise angepaßt hatten.

Tabelle 13.

Wasser aus (1): $\Delta = -0{,}03°$ C:

Nr.	Dat.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Absol. Δ	Bemerkungen
1.	27. II.	3	gelblich, klar	— 0,32°	3,9	— 0,29°	Schale zart
2.	„	—	„ „	— 0,33°	4,0	— 0,30°	„ „
3.	3. III.	—	„ „	— 0,34°	4,1	— 0,31°	—
4.	17. III.	Eph.	gelblich, leicht trüb	— 0,24°	2,9	— 0,21°	—
5	„	—	„ „ „	— 0,22°	2,7	— 0,19°	Ovar geschwollen

Wasser aus (2): $\Delta = -0{,}29^0$ C:

Nr.	Dat.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Absol. Δ	Bemerkungen
1.	2. III.	—	gelblich, leicht trüb	$-0{,}36^0$	4,4	$-0{,}07^0$	—
2.	2. III.	—	gelblich	$-0{,}42^0$	5,1	$-0{,}13^0$	Ovar leicht geschwollen
3.	3. III.	—	leicht rötlich	$-0{,}41^0$	5,0	$-0{,}12^0$	„ „ „
4.	17. III.	Eph.	gelblich	$-0{,}42^0$	5,1	$-0{,}13^0$	„ „ „
5.	„	—	blaß	$-0{,}39^0$	4,7	$-0{,}10^0$	Junge abgesetzt

Wasser aus (3): $\Delta = -0{,}39^0$ C:

Nr.	Dat.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Absol. Δ	Bemerkungen
1.	17. III.	Eph.	gelblich, klar	$-0{,}44^0$	5,3	$-0{,}05^0$	—
2.	17. III.	—	gelblich-rötlich	$-0{,}46^0$	5,6	$-0{,}07^0$	—

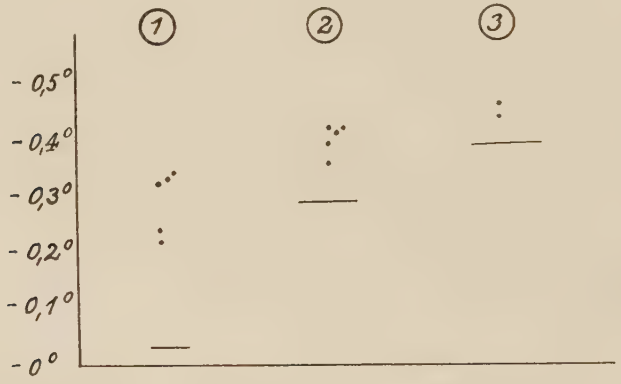

Fig. 13.

Diesem Versuch scheint m. M. nach insbesondere deshalb größere Bedeutung beizumessen zu sein, weil alle Individuen einem Muttertier entstammen, also mit gleichen Eigenschaften in bezug auf Ausstattung an Körpersubstanz und vererbten Eigenschaften versehen sind.

Von allen untersuchten Tieren wiesen die Daphniden des „dünnsten" Wassers die geringste Depression auf; es erreicht in keinem Falle die Gefrierpunktserniedrigung den absoluten Wert, den die Tiere aus dem salzhaltigen Wasser aufweisen.

Dem Werte der Salzwasserdepressionen entsprechend, zeigen auch in der Kultur Nr. 2 die Tiere einen höheren Binnendruck, während

sich in der Kultur Nr. 3 der Wert der Gefrierpunktserniedrigung, infolge des stärker salzhaltigen Mediums, um einiges über den der vorhergehenden Kultur erhebt. Leider waren in Nr. 3 nur noch zwei Tiere für die Untersuchung vorhanden. Es tritt also auch hier wiederum ganz deutlich die Erscheinung ein, daß ein Ansteigen des Salzgehaltes und damit des osmotischen Druckes des Außenmediums eine Zunahme des Binnendruckes der darin lebenden Daphniden im Gefolge hat, und zwar auch hier nicht in dem Sinne, daß eine Erhöhung des osmotischen Druckes des Wassers um ein bestimmtes Intervall auch eine gleich große Vermehrung des Binnendruckes nach sich zieht, sondern es ist der Organismus nur bis zu einem bedingten Grade fähig, dem Ansteigen des Druckes des Außenmediums zu folgen, oder mit anderen Worten: der Überdruck der Körperflüssigkeit des Tieres über den osmotischen Druck des umgebenden Mediums wird geringer, um schließlich an einer bestimmten Grenze ganz zu verschwinden. Der Überdruck scheint aber für das Heranwachsen der Tiere von großer Bedeutung zu sein.

Aus den Werten der gemessenen Körperlängen wurde der Durchschnitt gezogen und die erhaltenen Resultate wurden untereinander verglichen. Es zeigte sich dabei bemerkenswerterweise, daß die Tiere aus dem dünneren Medium durchschnittlich am längsten waren, wohingegen die Individuen aus Nr. 3, also aus dem Wasser stärkster Konzentration, die geringste Größe aufwiesen. Zur Zeit des Beginns der Blutdruckmessungen, wo ich also mit den Längenmessungen aufhören mußte, war der Durchschnitt der Körperlänge der Tiere aus dem Kulturglas Nr. 1 gleich $\frac{410}{1590}$ (2030) μ, derjenigen aus dem Glas Nr. 2 gleich $\frac{370}{1440}$ (1810) μ, aus Nr. 3 gleich $\frac{380}{1350}$ (1730) μ.

Es kann also mit großer Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß das Milieu auch das Wachstum beeinflußt, und zwar in dem Sinne, daß die Tiere in stärker konzentriertem Milieu eine geringere Größe aufweisen als in einem dünneren Medium. Es ist mir leider aber nicht gelungen, festzustellen, ob tatsächlich die Körpergröße in einem konzentrierteren Milieu geringer bleibt — ich glaube, daß dies der Fall ist —, oder ob nur die Häutung wesentlich langsamer und unregelmäßiger vor sich geht und dadurch die niedrigeren Längenzahlen bedingt.

Ich bin geneigt, für die geringere Größe in den stärker salzhaltigen Medien den geringen Überdruck der Körperflüssigkeit über das

umgebende Milieu heranzuziehen. Wie gezeigt wurde, ist das Wachstum von dem im Körperinnern herrschenden Druck abhängig, und zwar wirkt ein stärkerer Druck wahrscheinlich wachstumsbeschleunigend und wohl auch volumenvergrößernd, während ein verminderter Druck das Wachstum sistieren lassen kann oder direkt eine Volumenverminderung (Zurückgehen der Helmgröße), zum mindesten aber keine Zunahme des Volumens nach sich zieht (11). Aber nicht der absolute Druck ist maßgebend für die zu erreichende Größe, sondern der Überdruck über das Medium. Da letzterer aber bei steigender Außenkonzentration geringer wird, so ist es nicht erstaunlich, daß infolge des geringeren Überdruckes in höheren Konzentrationen die Tiere kleiner bleiben. Ich habe häufig zahlenmäßig diese Wachstumsverminderung ablesen können.

Diese Erfahrung deckt sich mit den bei Formen, die in stärker oder schwächer konzentriertem Seewasser zu leben vermögen, gemachten Beobachtungen. So macht Vernon, der Messungen der Körperdimensionen bei Larven von Strongylocentrotus lividus vornahm, die Angabe, daß bei nicht zu großem Zusatz von H_2O zum Seewasser die Tiere größer wurden als es ihrer Normallänge entsprach, während bei einem allzu starken Zusatz von Süßwasser die Larven ihre Durchschnittslänge nicht erreichten.

3. Vergleiche mit anderen Anpassungsversuchen.

Es ist in diesem Zusammenhang von Interesse, einige von anderen Forschern erhaltene Resultate über den Verlauf von Anpassungserscheinungen zum Vergleich heranzuziehen. Insbesondere erscheint eine solche Zusammenstellung hier nützlich, da sich — selbst wenn es sich nicht um Crustaceen, sondern um andere Versuchstiere handelt — häufig weitgehende Übereinstimmungen finden lassen.

Plateau hatte festgestellt, daß Süßwassercrustaceen bei unmittelbarer Übertragung in Seewasser rasch zugrunde gehen. Während man nun früher als Ursache der deletären Wirkung von Seewasser auf Süßwassertiere ein spezifisches Gift angenommen hatte, zeigte Paul Bert, daß diese schädliche Wirkung eine rein physikalische, durch den Gehalt des Seewassers an Kochsalz hervorgerufen ist. Die schädigende Wirkung des veränderten äußeren Milieus ist nach ihm also eine Funktion der veränderten Beziehungen der osmotischen Drucke des äußeren und inneren Milieus. Gelang es ihm doch, Daphnidenformen, die gegen Kochsalz sehr empfindlich sind, an eine

Lösung von 1,24% anzupassen und den Nachweis zu führen, daß diese angepaßten Tiere zugrunde gehen, wenn sie ins Süßwasser zurückgebracht wurden. Für sie war also das Wasser, dem sie entstammten, ein „Gift" geworden.

In neuerer Zeit schien diese rein physikalische Theorie der osmotischen Natur der Giftwirkung des Seewassers eine Stütze durch die Daphnidenversuche von Warren gefunden zu haben, nach dessen Befunden mit dem Ansteigen der Temperatur die Salzwirkung eine stärkere und zerstörende wird, da durch Erhöhung der Temperatur ja auch der osmotische Druck der Lösung erhöht wird.

Auch andere Forscher hielten an der rein physikalischen Erklärung der Salzwirkung fest. So zitiert O. v. Fürth die Ergebnisse einer großen Versuchsreihe von Gogorza über die Lebensdauer mariner Tiere bei unmittelbarer Übertragung ins Süßwasser; deren Hauptresultat beruht u. a. auf der Konstatierung, daß bei niederer Temperatur der deletäre Einfluß des Süßwassers auf marine Tiere ein geringerer ist als bei höherer Temperatur. Auch Fürth schließt sich der osmotischen Theorie an mit der Annahme, daß der Tod der Versuchstiere infolge des übermäßigen Wasserentzuges von seiten der äußeren, konzentrierteren Lösung erfolgt.

Diese Anschauung der rein osmotischen Natur der deletären Wirkungen veränderter Milieubedingungen wurde in neuerer Zeit durch andere Auffassungen ins Wanken gebracht. Insbesondere war es die Theorie der sogenannten antagonistischen Salzwirkungen, die J. Loeb eingehend studierte und begründete, und die, auf dem Grundsatz der Entgiftung von Salzlösungen durch Zusatz anderer Salze basierend, dem Salz als solchem eine spezifische Giftwirkung zuschreibt.

Durch diese Theorie wurde die Rolle osmotischer Vorgänge zu einer ganz nebensächlichen gemacht. Setzte man z. B. Seewassertiere in eine mit Seewasser isotonische NaCl-Lösung, so wirkte letztere auf die Organismen fast ebenso giftig wie destilliertes Wasser. Andererseits aber gelang es, durch Zusatz von $MgCl_2$ oder KCl zu einer NaCl-Lösung die Giftwirkung des Kochsalzes zum Teil aufzuheben, obgleich der osmotische Druck der Lösung sich natürlich durch den Zusatz vergrößert hatte.

Wo. Ostwald stellte durch seine Versuche über die Giftigkeit des Seewassers für Süßwassertiere fest, daß eine nur das Kochsalz des Meerwassers enthaltende Lösung die Giftigkeit von selbst noch konzentrierterem Seewasser übertraf.

Im Anschluß an diese Anpassungsversuche bleibt nun aber in erster Linie als großes Problem die Frage, ob und in welcher Weise der Körper des Versuchstieres die Zusammensetzung des inneren Mediums infolge äußerer Veränderungen reguliert oder, allgemeiner gesprochen, welche Erscheinungen beim Wechsel der Zusammensetzung des äußeren Mediums im Organismus vor sich gehen.

Diese Frage ist äußerst kompliziert und hat verschiedene Antworten gefunden.

Sicher steht, wie Dakin berichtet, auf jeden Fall, daß wirbellose marine Tiere sichtlich anschwellen und an Gewicht zunehmen, wenn man sie in verdünntes Seewasser setzt und ihr Normalgewicht wiedererlangen, wenn man sie in gewöhnliches Seewasser zurückbringt. Daraus scheint mit Bestimmtheit hervorzugehen, daß ihre Membranen im Leben wasserdurchlässig sind, während sie Salzen und Jonen den Durchtritt nicht zu gestatten scheinen. „The differences in salinity which arise in the internal medium when the animals are removed from one medium to another might than be due to the abstraction or absorbtion of water."

Mit Hilfe plasmolytischer Methoden stellte Scharfenberg fest, daß die Leibeswand von Daphnia magna zu schrumpfen beginnt, wenn die Tiere in eine Lösung von etwa $^1/_5$ normal Dextrose oder Laevulose, $^1/_7$ normal Rohrzucker oder Milchzucker, $^1/_9$ normal Raffinose gebracht werden. Nach Hamburger (zit. aus Abegg, Zeitschr. f. phys. Chemie 15, 1894) würde $^1/_5$ normal Dextrose einer Gefrierpunktserniedrigung von $\Delta = -0{,}38^0$ C entsprechen, eine $^1/_7$ normalen Rohrzuckerlösung (zit. nach Loomis, Widem. Ann. 51, 1894) einer solchen von $\Delta = -0{,}28^0$ C.

Aus dieser Feststellung scheint hervorzugehen, daß die Leibeswand in sehr verschiedenem Maße („umgekehrt proportional dem Molekulargewicht") für Stoffe permeabel ist. Ein Aufquellen des Körpers beobachtete Scharfenberg, wenn man Tiere, die sich vorher in Glycerinlösung befanden, in Wasser zurückbringt. Aber es gelang, Daphniden an $^1/_1$ normal Glycerin anzupassen, während für gewöhnlich eine Schrumpfung schon bei $^1/_2$ bis $^3/_4$ normal sich einstellt.

Aus bisher nicht veröffentlichten Mitteilungen entnehme ich auch die Beobachtung Scharfenbergs, die ich später vielfach bestätigt fand, daß Tiere, in konzentriertere, für sie zunächst nicht deletäre Lösungen gesetzt, stark schrumpfen, um, wenn sie nicht sehr

geschädigt sind, wieder ihre normale Gestalt anzunehmen und weiterzuleben, sobald man sie in ihr früheres Milieu zurückbringt. Tote Cladoceren zeigen weder Schrumpfungen noch Quellungen.

Einen interessanten Beitrag zu den Volumenveränderungen bei Wechsel des Milieus hat in letzter Zeit Agar durch seine Beobachtungen an Simocephalus vetulus gegeben. Er fand, wenn er das Milieu veränderte, auch eine veränderte Krümmung der Schalen des Rückenschildes nach außen, derart, daß bei einem Querschnitt durch das Tier sich die Schale als „glockenförmig" statt elliptisch gestaltet erwies. Die unteren Schalenränder waren also nach außen umgebogen.

Blickte man von unten auf ein derartig verändertes Tier, so sah man Thorax und Abdomen ganz freigelegt. Die Ursache dieser „abnormality" sollte nun nach Agar in der Natur des Futters liegen und nicht durch die chemische Zusammensetzung des umgebenden Mediums hervorgerufen seien. Sie wurde zuerst bei Tieren beobachtet, die in Gläsern mit einer Protophytenkultur in einer Mischung von Kuhmist, Ruß und Wasser lebten. Später wurde diese Kultur ersetzt durch eine solche von der chemischen Zusammensetzung einer Klebsschen Lösung zur Züchtung von Chlamydomonas.

Als Begründung der Ansicht, daß die chemische Zusammensetzung des Wassers für diese sonderbare Erscheinung nicht in Betracht kommt, führt der Autor an: „For if the organisms growing in the Klebs' solution are centrifuged and washed two or three times with tap water (being centrifuged again after each washing) and are then added to tap water (or sterilised water from an aquarium) this proves just as potent to produce the abnormality as if the entire culture-organisms and culture medium together – had been used." Agar sah sich aber zu der Konstatierung genötigt, daß manche Protophytenkultur diese Veränderungen nicht zustande brachte, obwohl sie scheinbar den anderen, in denen veränderte Tiere lebten, völlig zu gleichen schienen.

Daß die Ernährung nun m. E. nach nicht der ausschlaggebende Grund dieser Erscheinung zu sein scheint, erhellt deutlich aus einer Bemerkung, die sich Agar zu machen verpflichtet sieht: „Once, and once only, out of thousands of individuals, a brood with strongly reflexed valves was born in a medium in which no protophyta were known to be present, and in which they were certainly not abundant.

All the individuals in this brood were, however, pathological and all died in a few days."

Die von der Norm abweichende Gestaltung der Tiere ist nun offenbar die Folge des veränderten Milieus und damit der veränderten Beziehung von osmotischem Binnen- und Außendruck; denn die „abnormality" erscheint erst dann, wenn das Protophytenfutter aus der Kulturflüssigkeit herausgewaschen (!) wurde und zu Trinkwasser oder sterilisiertem Aquariumwasser, das ja eine geringe Depression besitzt, hinzugesetzt wurde. Es wäre die Auftreibung dann also nichts anderes als eine Folge zu hohen Binnendruckes der Körperflüssigkeit infolge des Übersetzens in ein dünneres Medium (12).

Während man es in diesem Falle scheinbar mit einer einfachen Wasseraufnahme zu tun hat, zeigen anderweitige Experimente und Beobachtungen — wie schon früher angedeutet wurde —, daß lebende Membranen bis zu einem gewissen Grade auch durchlässig für Jonen sein müssen, und es erhebt sich im Anschluß an diese Beobachtungen die Frage, in welcher Weise der Körper dann den Binnendruck zu regulieren bestrebt ist. Denn z. B. im Falle der hier untersuchten Anpassungserscheinungen an ein sehr viel stärker konzentrierteres Milieu kann man doch wohl mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen, daß diese rasche und auffällige Anpassung des Binnendruckes an den Außendruck und damit die Erreichung eines Überdruckes nicht allein eine Funktion innerer Organe ist. Wir haben ja keinen einfachen Gleichgewichtszustand, wie er bei marinen Wirbellosen vorherrscht, sondern einen Überdruck.

Dakin zeigte, daß bei marinen Wirbellosen bei längerer Zeit der Einwirkung eines nicht allzu sehr veränderten Seewassers innerhalb gewisser Grenzen das Bestreben vorherrscht, den im Salzgehalt zwischen Blut und äußerem Medium bestehenden Unterschied auszugleichen. Nun ist allerdings das Blut wirbelloser Seetiere in seiner chemischen Zusammensetzung, insbesondere in bezug auf Chlor- und Natriumgehalt dem Meerwasser sehr ähnlich. Eine weitgehende Ähnlichkeit, man könnte fast sagen Gleichheit, der Zusammensetzung des Blutes und Seewassers in bezug auf Na- und Cl-gehalt findet sich nach Macallum z. B. für Limulus, Aurelia, Homarus.

Für Crustaceenblut gibt Griffiths nach Frédéricqs Analysen

eine anschauliche Zusammenstellung, aus der ich die uns hier am meisten interessierenden Resultate herausgreife.

	Blut % löslicher Salze	Wasser in dem die Tiere lebten, % löslicher Salze
Astacus	0,940	Süßwasser
Carcinus maenas	1,48	„
„ „	3,001	3,40
Homarus vulgaris	3,040	3,41
Platycarcinus pagurus	3,101	3,40

Dieses Ergebnis ist besonders interessant in bezug auf Astacus. Während sich nämlich Astacus als Süßwassertier weit in seinem Salzgehalt über den des Süßwassers erhebt, zeigen die übrigen Crustaceen eine mehr oder minder deutliche Übereinstimmung mit dem Salzgehalt des sie umspülenden Mediums. Es ist dieses Resultat von großer Wichtigkeit in Hinsicht auf die fast vollkommene Übereinstimmung des osmotischen Druckes des Blutes mariner wirbelloser Tiere mit dem des Seewassers, in dem die Tiere leben. Es zeigt sich bei Süßwassercrustaceen also eine Erhöhung des Binnendruckes über den Außendruck, die offenbar durch hohen Salzgehalt bedingt ist.

Verantwortlich für die Aufrechterhaltung des Überdruckes nach außen hin scheinen zum Teil die Membranen zu sein.

Nimmt man den Mechanismus der lebenden Membranen in dem Sinne an, daß sie eine Schicht bilden, die für einige Substanzen durchlässig ist, für andere nicht, so daß im Anschluß an Overtons Theorie der Permeabilität stark lipoidlösliche Stoffe sehr schnell, die schwach löslichen langsamer in die Zellen diosmieren; so kommt man zu dem Schluß, daß auch trotz der Permeabilität der Membranen der osmotische Druck im Körperinnern größer sein kann als der äußere Druck. Man braucht z. B. nur die Annahme einer besonderen Affinität zwischen Kolloiden und Jonen zu machen. Es wäre dann leicht verständlich, daß ein höherer Binnendruck im Tier infolge der Bildung neuer Stoffe ermöglicht würde (13).

Kapitel 4.
Bedeutung des Entwicklungsstadiums.

Zu all diesen Erkenntnissen der Schwankungen des Binnendruckes unter dem Einfluß wechselnder Außenbedingungen tritt nun noch eine Erscheinung, die vielfach ein sicheres einheitliches Resultat innerhalb einer Kultur zur Unmöglichkeit zu machen scheint.

Es zeigt sich nämlich ganz generell, daß dieselben Wirkungen und Anpassungserscheinungen durchaus nicht in gleichem Grade bei allen Individuen zum Ausdruck zu kommen brauchen. Schon Samter und Heymons haben an ihren Kulturen auf diese Erscheinung hingewiesen, und andere Autoren sind auch darauf aufmerksam geworden. Es reagieren also nicht alle Individuen einer Kultur oder eines natürlichen Bestandes gleichzeitig und gleichmäßig auf äußere Einflüsse.

Demgemäß sind Tiere eines Sees oder einer Kultur häufig durchaus nicht streng gesondert in der Ausbildung ihrer charakteristischen Reaktionen von Tieren einer anderen Konzentration oder Temperatur, obgleich sie theoretisch sehr verschieden sein müßten. Es finden sich vielmehr stets Individuen, die in zu geringem oder zu hohem Maße die erwarteten Wirkungen zeigen, so daß man in erster Annäherung eine gesetzmäßige Abhängigkeit von äußeren Einflüssen scheinbar gar nicht nachweisen kann. Für die Summe der Individuen aus verschiedenen Medien und unter verschiedenen sonstigen äußeren Einflüssen bleiben aber die Erscheinungen übereinstimmend und gleichförmig nachweisbar. Diese Verschiedenheiten der Reaktion innerhalb einer Kultur sind nun bei näherer Betrachtung wohl zu erklären. Schon die Beobachtung einer Kultur, die sich unter vollkommen normalen Bedingungen befindet, zeigt in bezug auf ihre Individuen verschiedene Erscheinungen. So sind zunächst einmal die jüngeren Tiere in ihrer Gesamtheit alle wesentlich röter in der Farbe als ältere, insbesondere ganz alte Tiere, die zumeist eine blasse Farbe aufweisen.

Bisherige Ergebnisse.

E. Wolf fand diese Erscheinungen im Freien an den jüngeren Stadien von Cyclops strenuus bestätigt, die tiefrot gefärbt waren, während die erwachsenen Tiere gelblich aussahen. Ich habe die gleiche Tatsache an allen meinen Daphniakulturen feststellen können:

die jüngsten Stadien waren in der Mehrzahl der Fälle tief rötlich, zumeist mit vielen Fettkugeln ausgestattet; die älteren Stadien aber, insbesondere diejenigen, die schon Eier produzierten, nehmen, wenn sie nicht ausnahmsweise reich gefüttert werden, einen gelblich blassen Ton an.

Es hängt dies meiner Ansicht nach wohl mit dem Wachstum zusammen. Die Tiere brauchen, um den jeweils notwendigen osmotischen Überdruck zur Erreichung des neuen Volumens nach jeder Häutung zu erzeugen, jeweils einen großen Stoffvorrat, den sie wahrscheinlich dem Blut entnehmen.

Tiere, die stark ernährt werden, behalten nun ihren roten Farbton viel länger — manchmal nach der Eiproduktion noch — als solche, die nicht unter den allerbesten Bedingungen leben. Mit zunehmendem Alter verlieren die Bewegungen an Intensität, die Reizbarkeit wird eine geringere, und wie sich aus den folgenden Untersuchungen ergeben wird, stellt sich parallel mit diesen Erscheinungen eine durchschnittliche Verminderung des Binnendruckes ein. Vor allem findet sich diese Schwächung bei Organismen, die häufig Eier produziert haben.

Diese „Alterserscheinung" zeigt sich nun aber auch bei anderen niederen Organismen.

So fand Krätschmar bei Rotatorien eine gleiche, allmählich sich steigernde Abnahme der Vitalität der sich parthenogenetisch fortpflanzenden Weibchen, eine „senile Degeneration", die nach seiner Angabe zur Bildung kleiner Männcheneier und dann zur geschlechtlichen Fortpflanzung und damit zur Bildung von Dauereiern führt, die „das Vermögen der Parthenogenese ungeschwächt in sich tragen".

Es ist ja nun augenscheinlich, daß eine solche, soviel Reservestoffe fordernde Tätigkeit wie die Eiproduktion (unter günstigen Umständen alle zwei Tage eine Brut) die übrigen physiologischen Betätigungen eines Körpers in Mitleidenschaft ziehen muß, ja vielleicht sich unterordnet. Es ist leicht einzusehen, daß — wie ich beobachtet habe — auch der Binnendruck unter dem Einfluß dieser tiefgreifenden physiologischen Tätigkeiten sich nicht unwesentlich ändert.

Ganz abgesehen davon, daß mit Zunahme des Alters und der Eiproduktion die Blutfarbe meistens heller wird, scheint das auch äußerlich durch das Wachstum zum Ausdruck zu kommen. Wie bekannt, findet vor der Erlangung der Fortpflanzungsfähigkeit eine

Anzahl von Häutungen statt, die mit einer deutlichen Größenzunahme verbunden sind. Nun hat das Tier aber seine volle Größe meist noch nicht erreicht, wenn es schon fortpflanzungsfähig ist. So scheint denn die Annahme, die ich auch durch Messungen bestätigen konnte, daß mit dem Beginn der Fortpflanzungsfähigkeit das Wachstum außerordentlich verlangsamt wird, darin eine Erklärung zu haben, daß das Tier in größerem oder geringerem Grade seine Nährstoffe zur Produktion der Eier hergibt, aber damit seinen Blutdruck bis zu einem solchen Grade herabsetzt, daß es zum weiteren Wachstum nicht die erforderliche Kraft aufbringen kann.

Die Schwankungen des Binnendruckes nun, die also bei jedem einzelnen Individuum dadurch bedingt sein werden, ob es vor oder nach einer Häutung, vor, während oder nach der Produktion von Eiern, in gutem oder schlechtem Ernährungszustande sich befindet, machen es begreiflich, daß die Reaktionen auf verschiedene Weise auch bei der gleichen Zucht je nach dem augenblicklichen Zustand, nach Alter und Fortpflanzungsstufe des Individuums erheblich variieren können. Es kann sich also z. B. ein Organismus, der sich wohl befindet, anpassen; ein anderer ohne genügende Anpassungsfähigkeit geht zugrunde.

In dieser von den verschiedenen physiologischen Zuständen abhängigen Verschiedenheit des osmotischen Druckes liegt es meiner Ansicht nach auch begründet, daß junge Individuen viel anpassungsfähiger und relativ weniger empfindlich sind als alte Tiere. Ihre Schale ist zarter, ihr osmotischer Druck ein hoher, ihr ganzer Organismus kann viel schneller und energischer auf Reize reagieren als ein älterer mit schon geschwächter physiologischer Tätigkeit, mit festerem Chitinpanzer und andererseits geringerem Binnendruck.

So sind auch in der äußeren Erscheinungsform alter Tiere gegenüber jüngeren Individuen derselben Kultur äußerlich bemerkbare Unterschiede anzuführen: eine bedeutendere Größe, blässere Farbe der Körperflüssigkeit, relativ geringe Länge der Spina und niedrigere Höhe des Helmes, häufig eine konkave Einbuchtung der Stirn. Alles Erscheinungsformen, die man mit dem osmotischen Druck in enge Beziehung bringen kann, wie aus den folgenden Kapiteln erhellt (14).

Diese individuellen Binnendruckschwankungen scheinen manchmal auch im Habitus ein und desselben Tieres zum Ausdruck zu kommen. Woltereck wies zuerst darauf hin, daß man bei einem Organ, das wir bei Daphniden in schwächerer oder stärkerer Aus-

bildung, je nach der Assimilationsintensität (nach Woltereck „als Produkt von Ernährung, Temperatur und der inneren Assimilationskonstante") antreffen, dem Helm, die Schwankungen „künstlich erzeugen und von Häutung zu Häutung an der jeweiligen Turgeszenz der Helmhypodermis ablesen kann". Er ließ langhelmige, junge Weibchen bei verminderter Nahrung leben. Die Hypodermis zog sich darauf in dem alten Panzer von der äußersten Helmspitze zurück. Es hatte den Anschein, als ob der Binnendruck, der infolge geringerer Nahrung nicht mehr fähig zu sein schien, die Hypodermiszellen bis zur äußersten Spitze zu pressen, nur noch die Fähigkeit hatte, einen kürzeren Helm auszubilden, der schon vor dem Abwerfen des alten Panzers zu sehen war. Man könnte also direkt als „Indikator des zur Zeit herrschenden Blutdruckes die Länge des neugebildeten Helms bezeichnen".

So kommt Woltereck zu der Annahme, die ich durch meine Untersuchungen bestätigt zu haben glaube, daß „der Druck der Leibesflüssigkeit (‚Blut') diejenige Funktion dieser Assimilationszustände ist, welche direkt die wechselnde Länge der Fortsätze bewirkt". Nach Woltereck, der die Abhängigkeit der Helmlänge von der Assimilationsintensität häufig nachweisen konnte, wird der mögliche Einwand, daß Materialverringerung der Grund der Verkürzung sei, dadurch hinfällig, daß die verkürzten Hypodermiszapfen verdickte Zellen aufweisen.

In neuerer Zeit kommt auf Grund seiner Untersuchungen an pelagischen Rotatorien Dieffenbach zu dem Ergebnis, daß die Schwankungen der Körpergröße auf keinen Fall im Entwicklungsgang der einzelnen Formen begründet seien, und daß auch die durch den Wechsel der Temperatur bedingte Veränderung der Viskosität des Wassers keinen Einfluß auf die morphologische Veränderung der Rädertiere habe. Nach ihm ist „für die Zyklomorphose einzig und allein die schwankende Ernährung verantwortlich zu machen". Wurden seine Rotatorien von Generation zu Generation reichlich und gut durch Centrifugenplankton ernährt, so zeigte sich keine oder nur eine ganz unbedeutende Reduktion der Schwebefortsätze des Panzers oder aber bei überreicher Ernährung trat eine Längenzunahme ein. Bei Unterernährung zeigte sich eine rapide Längenreduktion.

Zum gleichen Ergebnis kommt auch Sachse bei anderen Rotatorien. Insbesondere ist die Konstatierung der Tatsache, daß die Ausbildung von „Schwebevorrichtungen" sich zur Zeit reichlicher Er-

nährung sowohl bei steigender als auch bei sinkender Wassertemperatur einstellt, dazu angetan, die Theorie, daß diese mehr oder minder geringe Ausbildung der „Schwebevorrichtungen" die Folge erhöhter oder gesunkener Wassertemperatur sei (Wesenberg-Lund, Lauterborn, Ostwald) in ihren Grundfesten zu erschüttern (15).

Im Gegensatz zu diesen Ergebnissen hält Krätschmar an der Annahme einer „inneren, vererbten Anlage", die er für die Formveränderung als maßgebend erachtet, fest, und meint, die Ausbildung der verschieden langen Schwebefortsätze sei unbeeinflußbar durch die Ernährungsverhältnisse. Leider hat er nur mit Kulturen gearbeitet, so daß seine Ergebnisse den in freier Natur gewonnenen Resultaten doch nachzustehen scheinen, insbesondere, da er wohl nicht das unter natürlichen Verhältnissen gebotene Centrifugen-Plankton seinen Tieren darzubieten imstande war.

Durch Wolterecks Untersuchungen wurde nun aber überzeugend dargetan, daß eine Reaktion auf ein Reizmittel (z. B. Temperaturveränderung) sich nur bei reichlicher Ernährung in normalem Umfange geltend macht. Durch diese exakten Experimente gelang der Nachweis, daß Temperatur und insbesondere die innere Reibung des Wassers nur eine untergeordnete Rolle für die Variationen der Kopfhöhe spielen. Das erste Erfordernis für das Zustandekommen der Temporalvariationen wäre demnach eine gute Ernährung, und als deren Folge ein hoher osmotischer Binnendruck.

Aber auch eierproduzierende Tiere haben in der Größe und der Ausstattung ihrer Subitaneier mit Nährsubstanzen noch einen deutlichen Indikator ihres jeweiligen physiologischen Zustandes. Abgesehen davon, daß die Größe der Eier selbst nicht unwesentlichen Schwankungen — für die Ausbildung des Geschlechtes ist die Eigröße aber ohne Bezug — unterworfen ist und größere oder kleinere Eier auch größere oder kleinere Individuen aus sich hervorgehen lassen, ist auch die Qualität der Stoffe nicht bei allen Eiern dieselbe, was man an der Färbung der Dotterkugeln leicht erkennen kann.

Woltereck schreibt: „Ich kann besonders bei Hyalodaphnia eine ganze Skala von solchen Dotterqualitäten aufstellen, am Ende der Reihe figurieren Dotterqualitäten, welche überhaupt keine Entwicklung mehr ermöglichen („Abortiveier"). Oder die Eier entwickeln sich zwar bis zur Anlage der Augen, sind aber nicht fähig, die embryonale Eihaut richtig abzuwerfen. Dann folgen Qualitäten mit immer noch unnormal gefärbtem und verteiltem Dotter, aus

welchem kleine und krüppelhafte Tiere hervorgehen — und diese sind weit häufiger Weibchen als Männchen, erstens, weil überhaupt viel mehr Weibchen als Männchen geboren werden, und zweitens, weil solche „Eikrankheiten" in bisexuellen Kulturen besonders selten sind" (16).

Insbesondere der letzte Passus erscheint mir im Zusammenhang mit dieser Arbeit beachtenswert, weil er darauf hinweist, daß die „Eikrankheiten" sich fast ausschließlich bei parthenogenetisch sich fortpflanzenden Tieren finden. Es zeigt sich nun, daß wir häufig bei parthenogenetischen Weibchen nach mehreren Würfen oder Generationen einen sehr geringen Binnendruck finden oder zum mindesten einen unter dem normalen Durchschnitt gesunkenen Wert nachweisen können. So scheint denn die mangelhafte Ausstattung der Eier die direkte Folge einer zu geringen Ansammlung der für das Ei wichtigen Nährbestandteile im Blute zu sein, die ja ihrerseits wieder entweder die Folge ungünstiger Milieubedingungen sein kann, oder diejenige einer gewissen physiologischen Depression.

Es müßten mithin sich die Ursachen für die mangelhafte Ausbildung der Eier durch das Muttertier mit Hilfe der Gefrierpunktserniedrigung des letzteren nachweisen lassen.

Nun ist aber in bezug auf die Eibildung noch einer Erscheinung zu gedenken, die in den eben angeführten individuellen Schwankungen ihren Grund zu haben scheint und die für Ei- und Ephippienbildung von weittragender Bedeutung ist. Woltereck und Scharfenberg kommen auf Grund ihrer Versuche zu dem Ergebnis, daß die Eiqualität nicht allein von äußeren Faktoren abhängt, sondern auch von inneren, in gesetzmäßiger Weise sich ändernden Einflüssen, die aber „ihrerseits von äußeren Einwirkungen in bestimmtem, ebenfalls rhythmisch schwankendem Grade beeinflußt werden können. Alle diese Einwirkungen scheinen durch die Veränderung der Assimilations-Intensität im Ovarium zu wirken". Während gewisser Zeiten des ganzen Fortpflanzungszyklus („labile Perioden") kann also eine Beeinflussung der Eibildung durch äußere Einflüsse stattfinden. Die allgemeine Konstatierung, daß durch die von Ernährung und Temperatur abhängige Assimilations-Intensität tatsächlich die Eiqualität der Cladoceren in dem Sinne beeinflußt werden kann, daß höhere Temperatur und bessere Ernährung die Parthenogenese begünstigt, während Herabsetzung der Assimilation durch ungünstige Lebensverhältnisse der Bildung von Dauereiern und Männchen vor-

teilhaft wird, wurde also dahin eingeschränkt, daß die Beeinflussung nur zur Zeit einer „labilen" Periode möglich ist, d. h. also einer Periode, „die zwischen einer vorhergehenden Periode unbedingter Parthenogenesis und einer in vielen Fällen nachfolgenden Periode ebenso unbedingter Bisexualität liegt".

Es müssen sich nun aber alle Erklärungen, die äußere Einflüsse als das für die Bildung von Weibchen- oder Männcheneiern ausschlaggebende Moment halten, von Woltereck den schwerwiegenden Einwand gefallen lassen, daß es Zeiten gibt, wo ohne, ja gegen den Einfluß von Temperatur und Ernährung die Determination der verschiedenen Eiarten geschieht. So produzieren z. B. auch unter ungünstigen Umständen gehaltene Weibchen zu gewissen Zeiten nur Weibchen. Es gibt also nach Woltereck Zeiten, wo die durch ihr Eingreifen in die Assimilationsvorgänge sich geltend machenden Milieueinflüsse auf die Eiproduktion keine tiefgreifende Einwirkung ausüben.

In neuster Zeit hat Scharfenberg umfangreiche Untersuchungen über experimentelle Beeinflussung der Dauereibildung und des Geschlechts bei Daphnia magna und Daphnia pulex vorgenommen. Es gelang ihm, den experimentellen, wichtigen Nachweis zu erbringen, daß man durch entsprechende Änderung der Nahrung bei Daphnia magna auch bei der ersten Generation in der Lage ist, ein und dasselbe Tier nach Belieben zur Bildung von Jungfern- oder Dauereiern zu bringen, und zwar: „Bei grüner Algenernährung, die öfters erneuert werden mußte, Jungferneibildung, bei „Mudd"-Ernährung, d. h. solchen Algen, die schon einmal den Darm von Cladoceren passiert hatten und ein brauner Detritus geworden waren, Dauereibildung." Würde man in einer Kultur die Nahrung nie wieder erneuern, so würde ein unter so ungünstigen Bedingungen gehaltenes Individuum allmählich ein hyalines Aussehen gewinnen und jegliche Eibildung würde ausbleiben.

Von Interesse ist nun auch der Nachweis, daß selbst in den ersten Bruten der ersten Generation, von denen man bisher annahm, sie seien nur zur Subitaneibildung befähigt, durch mangelhafte Ernährung die Bildung von Dauereiern erzielt werden kann. Andererseits gelang es, durch „reichliche grüne Algenernährung selbst bei einem Weibchen einer späteren Generation und einer späteren Brut die Tendenz zur Dauereibildung" zeitweilig zu unterdrücken.

Andererseits müssen nach seinen Untersuchungen nach einer

größeren Anzahl von Generationen Geschlechtstiere und befruchtungsbedürftige Weibchen auftreten, wenn sich der Beginn dieser Erscheinung auch durch äußere Einflüsse hinausschieben läßt. Ganz zu unterdrücken ist die Geschlechtsperiode aber nicht. Weismann nahm an, daß z. B. bei Daphnia longispina die Ephippienbildung desto früher einsetzt, je früher die Tiere im Frühjahr aus den Ephippien geschlüpft sind.

Im Bezug auf den Einfluß der Temperatur auf die Bildung der Eier hatte auch Scharfenberg gefunden — und diese Ergebnisse stimmen durchaus mit meinen Erfahrungen überein —, daß Kälte zwar verzögernd wirken kann, aber allein für die Entstehung eines Jungfern- oder Dauereies nicht maßgebend ist. Traten ja doch z. B. auch bei meinen Temperaturversuchen Dauer- und Subitaneier gleichzeitig auf, als die Temperatur anstieg. Allerdings zerfallen in der Kälte die Subitaneier häufig im Brutraum, und zwar insbesondere dann, wenn die Kälte unvermittelt einsetzt. Reichliche Algennahrung führt aber auch in der Kälte zu Jungferneibildung.

In vollem Umfange aber glaube ich durch meine Bestimmungen der Blutdruckschwankungen auch bei Daphnia magna eine Bestätigung der Ergebnisse, die Scharfenberg bei Daphnia pulex in bezug auf die sexuelle Differenzierung erhielt, geben zu können. Es fand sich nämlich bei Daphnia pulex, daß hohe Generations- und Wurfzahl und sodann Muddernährung „einen entschiedenen Einfluß auf die Männchenerzeugung hat, wenn beides auch nicht der ausschließliche Faktor der Geschlechtsbestimmung sein kann". Mit anderen Worten: Tiere, die durch hohe Generations- und Wurfzahl oder durch unzureichende, mangelhafte Ernährung „geschwächt" sind, zeigen eine Neigung zur Bildung männlicher Nachkommen, „wenn auch noch andere Faktoren bei der definitiven Entscheidung mitzusprechen haben".

An Daphnia magna kam Scharfenberg zu dem Resultat, daß durch äußere Einflüsse auf die sexuelle Differenzierung nicht eingewirkt werden kann; es ist nur möglich, zu jeder Zeit, in jeder Generation und Brut die Jungfern- und Dauereibildung durch reiche Algenernährung zu beeinflussen. Dagegen soll sich nach Scharfenberg die Eibildung bei Daphnia pulex nicht in dieser Weise beeinflussen lassen.

Frühe Generations- und Wurfzahl, verbunden mit guter reichlicher Nahrung auf der einen und hohe Generations- und Wurfzahl und

mangelhafte Ernährung auf der andern Seite sind bei Daphnia pulex nach Scharfenberg von „entschiedenem Einfluß“ auf die Ausbildung des Geschlechts (17).

Ein Vergleich der bei Scharfenbergs Untersuchungen erhaltenen Ergebnisse mit den meinigen führt nun zu der interessanten Parallele, daß alle die Tiere, die einen geringen Blutdruck aufweisen — alle Tiere unter ungünstigen Ernährungsbedingungen und Tiere, die durch häufige Würfe „geschwächt“ sind —, Tendenz zur Dauereibildung aufweisen, und ich füge hinzu, was mir nachzuweisen einstweilen aber noch nicht gelungen ist, wahrscheinlich auch zur Männchenbildung. Denn nach Scharfenbergs Untersuchungen weist auch Daphnia pulex einen engen Zusammenhang zwischen Generations-, Wurfzahl und Ernährung auf (s. o.), so daß auch hier der Schluß nahe liegt, es möchten alle Tiere geringer Depression (hohe Generations- und Wurfzahl, schlechte Ernährung) zur Männchenbildung neigen, während Tiere, deren Blutdruck ein hoher ist (niedere Generations- und Wurfzahl, gute Ernährung), die Neigung zu parthenogenetischer Fortpflanzung aufrecht erhalten.

Natürlich ist es unberechtigt zu sagen, daß ein Tier mit hohem Binnendruck sich unbedingt parthenogenetisch fortpflanzen muß, da z. B. ein hoher Binnendruck auch pathologisch sein kann, während ein Tier mit geringem osmotischen Druck der Körperflüssigkeit Ephippien und Männchen erzeugen müßte. Es kommt ja zunächst einmal nicht auf einen absolut gemessenen hohen Druck an, sondern auf einen größeren oder geringeren Überdruck. Tiere mit hohem osmotischen Druck in einem konzentrierten Milieu, das ihnen aber bei schlechter Ernährung nur einen geringen Überdruck zu erreichen die Möglichkeit läßt, würden aber, obgleich ihr Druck absolut gemessen, vielleicht höher ist als derjenige der Tiere in einem dünneren Medium, doch zu denen mit geringem Überdruck (und mit Neigung zur Dauereibildung) rechnen. Es kommt eben auf die Menge der im Blut enthaltenen Nährstoffe und Salze an, die dem Eierstock als Nahrung zugeführt werden und ihrerseits den hohen osmotischen Druck hervorrufen.

Daß aber Blutbeschaffenheit und damit der meßbare osmotische Druck und Dauereibildung in engem Zusammenhang stehen, glaube ich auch aus folgendem schließen zu können. Wie schon erwähnt, konnte Scharfenberg feststellen, daß auch bei ein und demselben Weibchen die Tendenz, Dauereier zu bilden, mit der Zahl der

Würfe zunimmt, auch zeigte er, daß bei Daphnia pulex (und höchst wahrscheinlich liegen die Verhältnisse bei Daphnia magna ebenso), ein ex-Ephippioweibchen nach Absetzung einer Reihe von parthenogenetischen Bruten befähigt ist, bei niedriger Assimilation Dauereier auszubilden. In beiden Fällen aber gelang mir zu zeigen, daß der Blutdruck gesunken ist, einmal infolge einer Art physiologischer „Schwächung" wegen zahlreicher Würfe und zum anderen infolge geringerer Ernährung. Was liegt nun näher, als Dauereibildung und geringen Blutdruck in Wechselbeziehung zu setzen?

Aber auch verminderte Nahrung und ungünstige Lebensbedingungen (Eintrocknen des Wassers, Anreicherung des Wassers mit Kohlensäure und stickstoffreichen Exkreten [Langhans] bei verminderter Sauerstoffproduktion) bewirken ein Sinken des osmotischen Druckes der Körperflüssigkeit; denn die Assimilation wird unter diesen Umständen herabgesetzt. In dieser Beziehung deckte Woltereck den interessanten Zusammenhang zwischen Assimilationsintensität (vergleichbar mit Hilfe kryoskopischer Werte) und Sexualität auf, da von ihm Assimilationsherabsetzung als „der eigentlich ursächliche Reiz" für ein Ansteigen der Sexualität erkannt wurde" (18).

In allen Fällen aber tritt deutlich zutage, daß eine meßbare Größe, der osmotische Druck, in engem Zusammenhang steht mit der Intensität der Assimilation und dadurch mittelbar mit der davon abhängigen Bildung von Dauereiern und der Sexualität überhaupt.

Als unumstößlich feststehend kann aber auch nach den Untersuchungen Wolterecks und Scharfenbergs bei den von ihnen untersuchten Daphniden ein gesetzmäßiges Anschwellen der sexuellen Tendenz betrachtet werden. Das zeigen die exakten Kulturversuche bei gleichbleibenden Milieubedingungen. Diese Erscheinungen unserem Verständnis näher zu bringen, sind meine kryoskopischen Feststellungen der verschiedenen Werte des osmotischen Druckes bis zu einem gewissen Grade geeignet. Die individuellen Schwankungen des osmotischen Druckes, des „Indikators des jeweiligen Assimilationszustandes", geben nun vielleicht ein Mittel an die Hand, der Lösung der Frage der Parthenogenese und Dauereibildung beim einzelnen Individuum näher zu treten.

Es zeigte sich ganz allgemein, daß je nach dem Grade der Eibildung der osmotische Druck sank — je mehr Eier, desto tiefer der Druck — ferner, daß bei älteren Weibchen im allgemeinen der Druck wiederum geringer ist als bei jüngeren Tieren, während

Ephippialweibchen kein so starkes Sinken des Druckes aufweisen. Können wir daraus nun Schlüsse auf die Kausalität der Fortpflanzungsverhältnisse ziehen? Zunächst einmal ist festzuhalten, daß alle Weibchen von Daphnia magna sowohl Dauereier als auch Jungferneier bilden können, und zwar können, wie Scharfenberg nachgewiesen hat, und wie ich häufig beobachten konnte, sich bei dem gleichen Tier beide Fortpflanzungsarten ablösen. Getrennte Sexual- und Jungfernweibchen wie bei den Rotatorien gibt es nicht.

Bei guter Ernährung zeigt das Ovarium in indifferentem Zustande, d. h. wenn es noch unentschieden ist, ob es Jungfern- oder Dauereier liefert, nach Scharfenberg sich mit Keimgruppen erfüllt, und meist sieht man nur im oberen Teile blasiges Gewebe. Werden nur Jungferneier gebildet, so tritt jeweils in der dritten Zelle einzelner Keimgruppen der aus grünlichen, lichtbrechenden Ölkugeln bestehende Jungferndotter auf. Im Zustand der vollen Subitaneibildung ist das Ovar dann prall mit Dotter erfüllt, dessen Mitte dunkelgrün gefärbte Kugeln einnehmen, dessen Rand aber bräunlich gefärbt ist.

Davon zeigt die Entwicklung des Dauereis gleich von Anfang an wesentliche Verschiedenheiten. So beginnt bei Daphnia magna nach Scharfenberg eine von Weismann direkt als „Dauereikeimgruppe" bezeichnete Vierzellengruppe mit der Dotterabsonderung. Diese Keimgruppe zeichnet sich stets von vornherein durch ihre Größe und Lage vor den anderen Zellen aus; sie liegt in dem unteren Teile des Ovariums ventralwärts etwa in der Höhe des fünften Beinpaares. Es ist also wohl wahrscheinlich, daß dieser Ovarialabschnitt mit der Dauereibildung in besonderer Beziehung steht, wie Claus dies annimmt. In der dritten Zelle dieser Gruppe wird nun der feinkörnige schwarze Dotter abgeschieden und die Gruppe bildet sich zum Dauerei aus. Jetzt tritt aber folgende wichtige Erscheinung ein: Das Dauerei resorbiert im Gegensatz zur Jungfernbildung, wo eine Keimgruppe zur Ausbildung eines Eies genügte, noch andere Vierzellengruppen, bis schließlich im Stadium der vollen Dauereibildung ungefähr die Hälfte des Ovars mit schwarzem Dauerdotter gefüllt ist, während die obere Hälfte fast nur aus blasigen Epithelzellen besteht.

Eine Klärung der Frage, ob die Blutbeschaffenheit, die ja von der Ernährung abhängig ist, einen Einfluß auf die Entstehung der Sommer- oder Wintereier ausüben kann, scheint mir in dem inter-

essanten Verhalten des Eierstockepithels während der Eiproduktion zu liegen. Schon Weismann schilderte in meisterhafter Weise die Wirksamkeit dieses wichtigen Epithels bei der Bildung von Subitaneiern. Das Eierstockepithel tritt nämlich nur ausnahmsweise in der Form eines gewöhnlichen Epithels auf, sondern viel öfter entweder als kaum sichtbare, flache Zellen, oder aber in Form mächtiger Blasen. Beide Erscheinungsarten können nun auseinander hervorgehen; ein und dieselbe Zelle des Epithels, die man zuerst ihrer Kleinheit wegen als „unscheinbaren Lückenfüller" kaum beachtete, kann sich später zu einer großen Blase ausbilden, um schließlich doch wieder ihren ursprünglichen Habitus anzunehmen. Nun ist diese Erscheinung aber in interessanter Weise an die Eiproduktion geknüpft.

Die blasige Form tritt nämlich bei der ersten Erzeugung von Eiern auf — schon ganz junge Weibchen zeigen die blasige Auftreibung — und sonst stets nur, nachdem reife Eier aus dem Eierstock entlassen worden sind. Sie findet sich aber nie vor, sobald reife Eier im Ovarium vorhanden sind; es sind dann die blasigen Epithelzellen wieder auf kleine Zellen zusammengeschrumpft. Sind diese, den ganzen Eierstock nach vorn zu ausfüllenden reifen Eier aber in den Brutraum übergetreten, so fangen die kleinen Epithelzellen sofort wieder an, sich zu großen, klaren Blasen auszudehnen und den Eierstock fast in seiner ganzen Länge auszufüllen. Mit dem Loslösen der sich bildenden Keimgruppen vom Keimstock und ihrem Vordringen in das blasige Gewebe und mit dem Heranwachsen der reifenden Eigruppen sistiert dann die Ausdehnung der Epithelzellen. Das blasige Gewebe wird durch das Anschwellen der Eier immer mehr und mehr zusammengedrängt und gibt unter diesem Drucke Flüssigkeit und Nährmaterial an die heranwachsenden Keimzellen ab, um schließlich, wenn die Eier ihre Reife erlangt haben, vollkommen, nur noch in Spuren sichtbar, zusammenzuschrumpfen. Unmittelbar nach Entleerung der Eier saugen sich die Zellen wieder mit Flüssigkeit voll. „Wie könnte man sich da des Gedankens erwehren, daß es sich um einen Ernährungsvorgang handelt, daß die blasigen Zellen bestimmt sind, Blutplasma herbeizuschaffen und an die wachsenden Keimzellen wieder abzugeben." (Weismann.)

So scheint das blasige Gewebe bei Daphnia die Ernährung der Eier zu vermitteln, und zwar dadurch, daß es Blut (oder Bestandteile desselben) aufsaugt und den Keimzellen abgibt.

Nun fehlt aber dieser ganze Ernährungsmodus bei der Dauereibildung; denn die Epithelzellen schwellen hierbei nicht an, sie bleiben vollkommen indifferent. Das Dauerei wächst vielmehr auf Kosten der anderen Eigruppen. Weismann glaubt dies daraus „erklären" zu können, daß die Epithelzellen nur dazu da sind, die Schnelligkeit der Sommereiproduktion zu fördern, während „es bei der Bildung von Wintereiern überhaupt nicht auf Schnelligkeit ankommt", und darum sei bei den Wintereiern eine Tätigkeit der Epithelzellen unnütz. Dagegen wandte sich nun Issakowitsch, der eine Deutung bringt, der ich mich anschließen möchte, und die ich durch meine Resultate belegen zu können meine. Issakowitsch glaubt nicht, „daß die Epithelzellen ihre Tätigkeit einstellen, wenn ein Dauerei sich bildet, sondern umgekehrt, daß das Dauerei entsteht, wenn die Epithelzellen ihre Tätigkeit eingestellt haben".

Für die Tätigkeit der Epithelzellen ist ihm der Ernährungszustand des Tieres verantwortlich; bei Anhäufung von Reserve- und Nahrungsstoffen kann der Organismus den Eiern leicht durch Vermittlung der Eierstockepithelzellen Nährstoffe zuführen, bei schlechter Ernährung können aber keine Nahrungsstoffe in die Epithelzellen gelangen, und „das in Entwicklung begriffene Ei nimmt seine Zuflucht zur Auflösung und Resorption jüngerer Keimgruppen, was die Entstehung eines Dauereis zur Folge hat".

Bevor ich auf meine Befunde eingehe, möchte ich einige experimentelle und faunistische Beobachtungen, die geeignet sind, diesen theoretischen Betrachtungen zur Stütze zu dienen, erwähnen.

Zunächst sei hier einer Konstatierung Weismanns gedacht. Er hat beobachtet, daß bei Daphnia Keimgruppen, deren jede bei der Sommereibildung nach ihrer Loslösung vom Keimstock ein Ei bilden sollte, sich nicht entwickeln, sondern in eigentümlicher Weise sich auflösen, im wesentlichen genau so, wie er es bei der Dauereibildung von Leptodora geschildert hat. Weismann hat das nun wiederholt, und zwar auch an „frisch eingefangenen, anscheinend ganz gesunden Tieren beobachtet". Er kommt aber zu dem Ergebnis, daß diese Erscheinung auch ganz willkürlich einfach dadurch hervorgerufen werden kann, daß man die Tiere hungern läßt. „Derselbe Prozeß der Resorption also, der die Wintereibildung von Leptodora und, wie sogleich gezeigt werden soll, auch von Daphnia und anderen Daphniden normalerweise begleitet, tritt hier als pathologischer Vor-

gang auf, und zwar infolge ungenügender Ernährung des gesamten Organismus."

Andernteils konnte Weismann konstatieren, daß nicht selten der Dauereikeim wieder schwindet, obgleich sich bereits Dotter gebildet hatte. Dann entwickeln sich die vor ihm gelegenen Keimzellengruppen zu Sommereiern. Läßt sich doch häufig in einem Ovarium ein direkter „Kampf zwischen der Anlage zur Dauereibildung und der zur Subitaneibildung" beobachten.

Auch eine von Issakowitsch gemachte Erfahrung gehört hierher. Ausnahmslos besteht bei jeder Temperatur nach dem Abwerfen eines leeren Ephippiums der nächste Wurf aus parthenogenetischen Weibchen. Es scheint dies seine Erklärung in folgendem zu haben: Das unbefruchtete Dauerei wird im Ovar aufgelöst, es werden dem Eierstock also in großem Umfange Nährstoffe zur Verfügung gestellt, und unter dieser reichlichen Zufuhr entstehen dann die Subitaneier. Ist diese Nahrungszufuhr zu Ende, so entstehen wieder Geschlechtstiere oder Dauereier.

All das erweckt die Meinung, daß die Bildung und die besondere sexuelle Qualität der Eier in erster Linie abhängig sein muß von ihrer Ernährung. Und diese Ernährung ist bedingt durch die Qualität des Blutes. Sind hierin nicht genug Nährstoffe enthalten, so können Subitaneier, deren Entwicklung eine so intensive und deren Stoffwechsel ein außerordentlich rascher und viel Nahrung fordernder ist, sich nicht bilden oder nicht zur fertigen Ausbildung gelangen, sondern es entsteht ein Dauerei, das sich auf Kosten der anderen Zellgruppen ernährt. Die Temperatur scheint mir insofern einen Einfluß zu haben, als sie bei ihrem Sinken die Assimilation der Zellen herabsetzt; infolgedessen werden auch die Nährstoffe weniger intensiv gebildet. Es sind also unter Umständen zur Subitaneibildung nicht genügend Nahrungsquantitäten vorhanden, um den raschen und umfangreichen Stoffwechsel eines Subitaneies aufrecht zu erhalten.

2. Eigene Untersuchungen.

Die Versuche stellte ich zu verschiedenen Jahreszeiten an. Es mußte aber darauf Wert gelegt werden, daß nach Möglichkeit nur Tiere ein und derselben Kultur genommen wurden, die selbst schon längst an die jeweiligen Bedingungen gewöhnt waren.

Es ist nun gleich von vornherein zu bemerken, daß diese Resultate ja nicht mit der Sicherheit wie die eines physikalischen Vorganges

erwartet werden können. Hat es sich doch gezeigt, auf wie vielerlei Einflüsse ein Organismus reagieren kann. Man kann demnach nicht einfach sagen, das Tier hat eine bestimmte Anzahl Eier und eine bestimmte Farbe, muß demnach den Blutdruck von soundsoviel Atmosphären haben. Es lassen sich vielmehr nur allgemeine Richtlinien aufstellen, da es nie genau zu beurteilen ist, in welchem physiologischen Zustande sich ein Tier jeweils befindet. Kleine Schwankungen um Mittelwerte, die zum Teil schon aus technischen Gründen unvermeidlich sind, sind also zu erwarten.

Versuch 1.

Im März kam eine Kultur zur Untersuchung, die sich schon über $^1/_2$ Jahr in einem größeren Versuchsaquarium (Wasservolumen 20 : 20 : 12 cm) entwickelt hatte. Die Depression des Wassers betrug $-0{,}02^0$ C; die Wände des Glases waren mit Algen besetzt, Mudd und Detritus bedeckten den Boden, auch einige Fliegenkadaver lagen am Boden oder trieben an der Oberfläche. Infolge der relativ guten Nahrungsverhältnisse befanden sich die Tiere auch in guter Eiproduktion. Zwischen jüngeren, meist rötlicher aussehenden Tieren schwammen alte, blasse Daphniden mit viel Eiern oder mit leerem Brutraum, da sie vor kurzem Junge abgesetzt hatten. Die Zimmertemperatur und damit die der ganzen Kultur, die etwa um $+8$ bis $+15^0$ C geschwankt haben mag, betrug zur Zeit der Untersuchung 13^0 C.

Aus folgender Figur und Tabelle wird die Beziehung zwischen Blutbeschaffenheit und Eiproduktion leicht ersichtlich. (Tabelle 14, Figur 14).

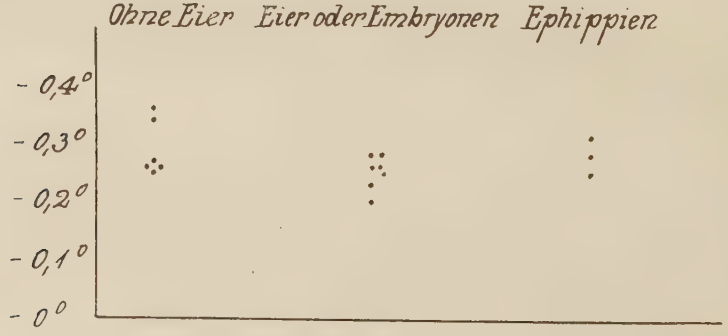

Fig. 14.

Tabelle 14.

Nr.	Eier	Ephipp.	Ovar	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	—	—	l. geschw.	rötlich	— 0,25°	3,0	—
2.	—	—	„	klar, matt rötlich	— 0,26°	3,1	Junge abgesetzt
3.	—	—	—	leicht trüb, rötlich	— 0,34°	4,1	—
4.	—	—	—	rötlich	— 0,36°	4,4	Junges Tier
5.	—	—	dick	ganz blaß	— 0,26°	3,1	Altes Tier
6.	—	—	—	rötlich	— 0,27°	3,3	Junge abgesetzt
7.	5	—	dick	gelblich, trüb	— 0,28°	3,4	—
8.	8	—	mittelgr.	gelblich, klar	— 0,26°	3.1	Altes Tier
9.	12	—	—	farblos klar	— 0,23°	2,8	—
10.	6	—	—	fast farblos, klar	— 0,25°	3,0	Altes Tier
11.	12	—	—	gelblich, klar	— 0,20°	2,4	—
12.	5	—	—	rötlich, trüb	— 0,28°	3,4	—
13.	7	—	—	klar, hell	— 0,26°	3,1	Altes Tier
14.	—	hellbraun	—	trüb, hell	— 0,25°	3,0	Altes Tier
15.	—	schwarz	dünn	trüb, rötlich	— 0,31°	3,8	—
16.	—	„	—	hell	— 0,28°	3,4	—

Es sei hier gleich noch eine Reihe angefügt (Versuch 2), die in selten schöner Deutlichkeit die Beziehung zwischen Blutdruck und Eiproduktion zeigt.

Versuch 2.

Ein mittelgroßes, rundes Kulturglas war die Heimat der Daphniden dieses Versuches. Es war vor knapp ½ Jahr mit Regenwasser gefüllt worden, das aber etwas eingetrocknet war ($\Delta = -0{,}01°$ C). Den Tieren stand relativ wenig Nahrung zur Verfügung, und wenngleich sie auch keinen Hunger litten, so befanden sie sich doch auch nicht unter guten Nahrungsverhältnissen. Sie waren nicht sehr groß, ihr Blut war meist nur leicht rötlich, wenn nicht gar blaß gelblich. Die Wassertemperatur mag sich, von Schwankungen um 2 bis 3° C abgesehen, immer auf + 14° C gehalten haben, da sich das Aquarium im Heizraum des Instituts befand. Es sei hier besonders betont, daß die Tiere nicht alle einem Muttertier entstammten, sondern daß beim Ansetzen der Kultur seinerzeit mehrere Tiere eingesetzt worden waren.

Natürlich befanden sich, worauf ich hier besonders aufmerksam machen möchte, all diese Kulturen auch unter gleich guten Lichtverhältnissen.

Die Tabelle zeigte auch hier die gleichen Erscheinungen wie die vorhergehende, und auch hier dürfte eine Darstellung auf Koordinaten die Unterschiede noch deutlicher vor Augen führen.

Tabelle 15.

Nr.	Eier	Ovar	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	—	—	rötlich, klar	— 0,35°	4,2	Junges Tier
2.	—	dunkel	trüb	— 0,41°	5,0	„ „
3.	—	schwach	rötlich, klar	— 0,32°	3,9	—
4.	8	—	blaß	— 0,30°	3,6	—
5.	10	—	blaß	— 0,28°	3,4	—
6.	18	—	blaß	— 0,24°	2,9	Großes Tier

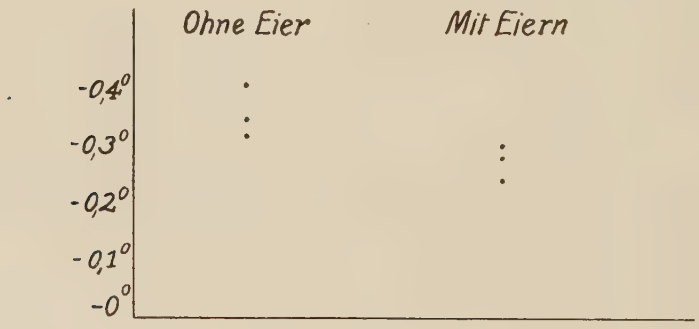

Fig. 15.

Aus den Tabellen 14 und 15 ersieht man, in welch engem Verhältnis Blutbeschaffenheit und Eiproduktion stehen. Vor allem wird dies offensichtlich aus der zweiten Tabelle. Hier stehen Zahl der Eier und Depression in einem direkten Abhängigkeitsverhältnis, und zwar wird die Depression mit zunehmender Eizahl geringer; das Tier, das die meisten Eier aufweist, hat die geringste Depression, d. h. also, sein Blut scheint am ärmsten an Nährstoffen im Verhältnis zu demjenigen der anderen Tiere zu sein.

Diese Tatsache wird ebenso in der ersten Tabelle (14) belegt. Auch hier weisen die beiden Tiere mit der größten Eizahl die geringsten Depressionen auf ($\Delta = -0{,}23^0$ C, $\Delta = -0{,}20^0$ C).

Für die Richtigkeit der Anschauung, daß die Blutdepression direkt abhängig von der Zahl der erzeugten Eier ist, spricht auch ein Vergleich aller Tiere mit Eiern oder Embryonen. Abgesehen von der

zweiten Reihe, die diese umgekehrte Proportionalität ganz deutlich zeigt, tritt die Abhängigkeit in der ersten Kultur anschaulich zutage: von $-0{,}20^0$ C steigt die Depression ungefähr proportional der Eizahl bis $-0{,}28^0$ C. Als „Ausnahme" fungiert ein altes Tier mit sechs Embryonen; das Blut dieser Daphnide ist aber fast farblos. Wir haben es offenbar mit einem alten Weibchen zu tun.

Eine relativ leichte Deutung scheint sich für die hohen Depressionen der Tiere ohne Eier zu finden. Hier zeigt sich deutlich bei der zweiten Reihe, daß die Stoffe (Reservestoffe, die später zur Eibildung und zur Nahrung der heranwachsenden Tiere dienen?) zunächst sich zum Teil im Blut befinden und hier die Depression erhöhen. Auch in der ersten Tabelle finden sich die Tiere mit der größten Depression unter den Eierlosen. Insbesondere sind es junge Tiere, deren Gefrierpunktserniedrigung eine hohe ist. Die Depressionszahlen derjenigen Eierlosen, die sich etwa auf der Höhe der Tiere mit acht Eiern finden, erklären sich daraus, daß teils soeben Junge abgesetzt worden sind, teils die Tiere schon mehrere Würfe hinter sich zu haben scheinen und dadurch einen etwas geschwächten Eindruck machen (Alterserscheinung).

Im allgemeinen läßt sich auch die Beobachtung machen, daß mit zunehmender Depression die Farbe des Blutes mehr ins Rötliche spielt. Alte Tiere besitzen fast stets eine blasse Blutfarbe und eine sehr geringe Depression. Dagegen weisen Jungtiere stets die höchsten Depressionen auf, eine Erscheinung, die auch äußerlich ihren Ausdruck in der dunkleren Blutfarbe zu finden scheint. Stets aber sind den Schwankungen ziemlich weite Grenzen gesetzt, selbst wenn man Tiere von äußerlich gleich aussehendem physiologischem Zustand nimmt; so will es denn scheinen, daß jeder Organismus, je nach dem physiologischen Zustand und nach seiner Produktion, in seiner Entwicklung bedeutenden Schwankungen unterworfen ist.

Zur unumstößlichen Tatsache scheint mir aber die Ansicht geworden zu sein, daß die Entwicklung der Eier und Embryonen direkt abhängig ist von der Beschaffenheit des Blutes, auf dessen Kosten sie offenbar vor sich geht. Die Untersuchungen machen es auch im höchsten Grade wahrscheinlich, daß innerhalb einer Kultur relativ und absolut die Jungtiere die höchsten Depressionen, d. h. also den größten Gehalt des Blutes an Substanzen, die eine große Depression hervorrufen (Nahrungsstoffe?) besitzen, während die alten, ausgewachsenen Tiere die niedrigste Depression aufweisen. Der Orga-

nismus erschöpft sich gewissermaßen nach einiger Zeit. Sollte sich dieser Schluß nicht auch mutatis mutandis auf eine ganze Reihe von Würfen ein und desselben Individuums beziehen lassen, insofern als Tiere späterer Würfe von vornherein mangelhafter ausgestattet sind als solche der ersten Würfe?

Die Erwägung, daß jedes Tier durch eine größere Zahl von Eiern bei einem Wurf sehr geschwächt wird, aber doch andererseits fähig ist, eine ganze Reihe von Würfen nacheinander abzusetzen, veranlaßt zu der Auffassung, daß sich jeder Organismus — sofern er nicht unter ausnehmend guten Ernährungsbedingungen existiert — nach einem Wurf sofort wieder mit neuen Nährstoffen auf kurze Zeit anreichert oder aber umgehend diese Nährstoffe wieder an die Eier abgibt, so daß es bei fortlaufender, rascher Eiproduktion nicht erst zur Speicherung von Nährstoffen kommen kann. Die notwendige theoretische Konsequenz, welche durch die Praxis bestätigt wird, ist die Annahme, daß nur bei guter Ernährung und einer Temperatur, welche die Assimilation sehr fördert, eine rasche, fortlaufende Eiproduktion möglich ist.

Diese Ergebnisse gewinnen noch an Wert, wenn wir der Deutung der Fortpflanzungsweise näher kommen wollen. Es zeigte sich, daß ein Tier im allgemeinen, je länger es sich parthenogenetisch fortpflanzt, eine immer geringere Depression aufweist, d. h. es besitzt relativ weniger Stoffe im Blut, die eine Depression hervorrufen, als es deren in seiner Jugendzeit besaß. Der Organismus wird also durch die häufigen Würfe sichtlich geschwächt, denn er besitzt eine geringere Depression, eine Erscheinung, die sich auch bei geringerer Ernährung oder ungünstigen Temperaturverhältnissen sofort einstellt. Nun ist der Schluß nicht fernliegend, daß dann, wenn dem Eierstock oder den heranwachsenden Eiern nicht mehr genügend Nährstoffe zugeführt werden können, ein Dauerei auf Kosten der anderen Keimgruppen entsteht, der Organismus also zu einer Art Selbsthilfe greift, wenn ihm vom Blut nicht mehr die nötigen Nährstoffe geboten werden. Es wird dem Dauerei dann höchst wahrscheinlich aus dem Blut keine oder nur sehr wenig Nahrung geboten. Es bleiben die aufgenommenen Nahrungsmaterialien zum Teil also in der Leibeshöhlenflüssigkeit.

Das Blut scheint also die Fähigkeit zu besitzen, indirekt durch seine Zusammensetzung auf die Fortpflanzungsweise determinierend zu wirken. Es ist offensichtlich der „jeweilige Zustand des Eier-

stockes", der ja seinerseits eben bedingt ist durch die Blutbeschaffenheit und damit mittelbar durch Ernährung und Temperatur, bis zu einem gewissen Grade bestimmmend für die Art der Fortpflanzung. Mangelhafter Vorrat an Nährmaterial oder, anders ausgedrückt, an Nährstoffen armes Blut (mit geringer Depression), ruft die Entstehung von Geschlechtstieren oder von der Bluternährung weniger abhängigen Dauereiern hervor (19).

Versuch 3.

Um an einer möglichst großen Zahl gleichartiger Tiere die Unterschiede der Depression offensichtlich zu machen, wurde folgender Versuch angesetzt.

Ein großes, kräftig aussehendes Weibchen von Daphnia magna wurde bei optimalen Bedingungen in ein Kulturglas gesetzt, dessen Temperatur durchschnittlich + 17° C betrug und dessen Wasser eine Depression von — 0,02° C aufwies, und hier durch gute Ernährung zu reichlicher Eibildung gebracht. Um möglichst viele Tiere zur Untersuchung zu erhalten, wurden dann nach einem einmaligen reichlichen Zusatz von Nähralgen zwei sich im Abstand von drei Tagen folgende Würfe von zusammen etwa vierzig Jungtieren in einem Kulturglas isoliert und hier für die Dauer von mehreren Wochen sich selbst überlassen. Diese lange Zeit sollte insbesondere dazu dienen, eine Anzahl von Tieren zur Ephippienbildung zu bringen und auch die Unterschiede, welche die Tiere infolge eines Altersunterschiedes von drei Tagen hätten haben können, möglichst zu verwischen.

Die Temperatur des Zuchtglases betrug durchschnittlich + 17° C. Da nur selten Nahrung zugesetzt wurde, befanden sich die Tiere nicht unter den besten Ernährungsbedingungen (diese als schlecht zu bezeichnende Ernährungsweise machte sich notwendig, um viele Tiere zur Dauereibildung zu bringen).

Als ich zur Untersuchung schritt, zeigte sich, daß der Algenbelag, der sich im Laufe der Wochen an der Wand des Kulturglases angesetzt hatte, von den Tieren an einigen Stellen „abgeweidet" wurde, es waren einige unregelmäßig gestaltete Flecken herausgefressen. Dem nicht ganz ausreichenden Futterquantum entsprechend, waren die Tiere auch teils von ziemlich blasser Farbe; viele bildeten Ephippien und nur etwa ein Drittel der Daphniden zeigte Eier im Brutraum. Die abgesetzten Würfe wurden zumeist bald entfernt.

Es ist wichtig hinzuzufügen, daß die Tiere meist mehrere Würfe hintereinander abgesetzt hatten, ehe ihre Depressionen gemessen wurden.

Die Größe der untersuchten Tiere war durchschnittlich bei allen Individuen die gleiche; sie betrug etwa 3 mm in der Länge, vom Kopf bis zum hinteren Schalenrand gemessen. Der Fettkörper war meist schwach ausgebildet, nur einige Tiere zeigten größere Fettkugeln. Vielfach war die Farbe des Blutes eine sehr helle, manchmal mit einem ins Grauweißliche spielenden Ton; die Körperflüssigkeit besaß häufig ein trübes Aussehen, wohingegen manche Tiere, besonders solche, die Eier im Brutraum aufwiesen, ein vollkommen wasserklares, leicht gelblich schimmerndes Blut besaßen. Im Gegensatz zur Mehrzahl der Daphniden, deren Ovar fast nicht zu sehen war, war der Eierstock mancher Tiere stark angeschwollen und wies nicht selten einen dunkelgrünen Ton auf.

Ein Vergleich aller Tiere untereinander ist bei den verschiedenen Erscheinungsweisen (ohne Eier, mit Eiern, mit Ephippien) darum bei diesem Versuch besonders gerechtfertigt, weil alle Tiere — von dem gleichen Mutterindividuum abstammend — unter vollkommen gleichen Bedingungen lebten.

Um den Einfluß gleicher Ernährung auf Jungtiere und auf Tiere, die erst bei der Bildung des ersten Wurfes sind, zu zeigen, wurde der Wurf eines Weibchens der soeben besprochenen Kultur bei optimalen Ernährungsbedingungen gemästet. Da sich diese isolierten Tiere unter besseren Lebensbedingungen befanden, als ihr Mutterindividuum, so bildeten diese Tiere schon frühzeitig Eier, und zwar bei einem Häutungsstadium, bei dem sie die Größe der bisher untersuchten Tiere noch nicht erreicht hatten. Sie waren zur Zeit ihrer Untersuchung also etwas kleiner als das Muttertier und damit auch kleiner als die Tiere, mit denen zusammen die Mutter lebte. Ihre Körperflüssigkeit erwies sich als rötlich und klar aussehend.

Das Ergebnis beider Untersuchungen ist in folgender Tabelle und Figur zusammengestellt (siehe Tabelle 16 und Figur 16 auf S. 104).

Tabelle 16.

Nr.	Eier	Ephipp.	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	—	hellbraun	hellrötlich, klar	— 0,30°	3,6	—
2.	—	schwarz	gelblich, leicht trüb	— 0,26°	3,1	—
3.	—	hellbraun	hellrötlich, klar	— 0,26°	3,1	Ovar grünlich, dick

Nr.	Eier	Ephipp.	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
4.	—	—	rötlich, klar	— 0.25°	3.0	Ovar dick
5.	—	—	gelblich. trüb	— 0,26°	3,1	Ovar leicht geschwollen
6.	—	hellbraun	rötlich, getrübt	— 0,28°	3,4	—
7.	—	—	gelblich, leicht trüb	— 0,26°	3,1	—
8.	—	hellbraun	gelblich	— 0,29°	3,5	Ovar leicht geschwollen
9.	—	dunkel	graugelblich	— 0,32°	3,9	—
10.	—	dunkel	„	— 0,33°	4,0	—
11.	—	—	gelblich	— 0,26°	3,1	Brut abgesetzt
12.	—	—	gelblich, leicht trüb	— 0,32°	3,9	—
13.	—	—	„ „ „	— 0.32°	3,9	Eier im Ovar
14	—	hellbraun	gelblich, klar	— 0,26°	3,1	Ovar leicht geschwollen
15.	—	—	rötlich, leicht trüb	— 0,34°	4,1	—
16.	—	hellbraun	gelblich, „ „	— 0,25°	3,0	—
17.	—	„	hellgelblich	— 0,22°	2,7	—
18.	—	braun	graugelblich, trüb	— 0,30°	3,6	—
19.	—	schwarz	weißlich, leicht getrübt	— 0,23°	2.8	Ovar dick
20.	—	schwarz	„ „ „	— 0,30°	3,6	—
21.	5	—	rötlich-gelblich, klar	— 0,19°	2,3	—
22.	6	—	„ „ „	— 0,22°	2,7	—
23.	8	—	rötlich, leicht trüb	— 0,20°	2,4	—
24.	4	—	hell, klar	— 0,21°	2,5	—
25.	—	schwarz	rötlich	— 0,27°	3,3	Ovar leicht geschwollen
26.	—	schwarz	gelblich-rötlich	— 0,31°	3,8	—
27.	—	schwarz	grau-gelblich	— 0,28°	3,4	—
28.	—	—	rötlich-gelblich, klar	— 0,16°	2 0	Wurf soeben abgesetzt
29.	8	—	rötlich, klar	— 0,23°	2,8	—
30.	7	—	„ „	— 0,23°	2,8	—
31.	2	—	trüb	— 0,22°	2,7	Ovar dick, grün
32.	4	—	gelblich-rötlich	— 0,27°	3,3	—
33.	—	—	rötlich	— 0,30°	3,6	—
34.	5	—	gelblich-rötlich	— 0,25°	3,0	—
35.	5	—	„ „	— 0,21°	2,5	Ovar dick

Wurf eines Tieres, isoliert, gemästet und bei der ersten Eierproduktion gemessen. Die Tiere sind etwas kleiner als die vorhergehenden.

Nr.	Eier	Ephipp.	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	4	—	rötlich, trüb	— 0,30°	3,6	—
2.	3	—	„ „	— 0,31°	3,8	—
3.	2	—	rötlich	— 0,34°	4,1	—
4.	4	—	„	— 0,36°	4,4	—
5.	8	—	„	— 0,27°	3,3	—
6.	5	—	„	— 0,28°	3,4	—

Aus der Tabelle geht hervor, daß bei gleichen äußeren Bedingungen zwischen Binnendruck und Ei- oder Ephippienbildung ein enger Zusammenhang besteht. Wenn dieser Zusammenhang sich bisher auch bei Versuchen, die von einem andern Gesichtspunkt aus angesetzt worden waren, oft schon geltend gemacht hatte, so wird er hier bei diesen Tieren gleichen Alters und gleicher Lebensbedingungen doch besonders deutlich: Tiere ohne Eier, die noch nicht sehr viel Würfe abgesetzt zu haben scheinen oder sich eben erst anschicken, einen neuen Wurf zu bilden, zeigen einen hohen Druck, während solche Tiere, die durch mehrmalige Eiproduktion schon etwas geschwächt sind oder gerade einen großen Wurf ausbilden, einen

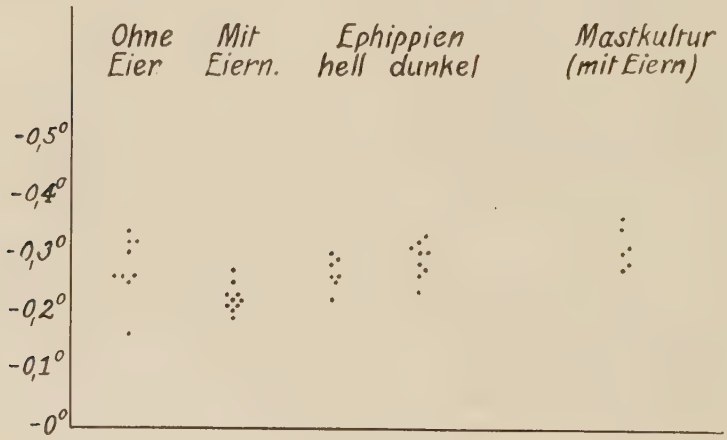

Fig. 16.

geringen Druck aufweisen, der aber seinerseits im Durchschnitt doch höher ist als der Druck derjenigen Individuen, die Eier im Brutraum tragen. Die Gefrierpunktserniedrigung eiertragender Individuen ist im Durchschnitt die geringste unter denjenigen aller Individuen. Die überwiegende Mehrzahl der Weibchen mit Eiern weist einen Binnendruck auf, der sich weit unter dem Durchschnittsdruck der übrigen Tiere hält, sowohl derjenigen ohne Eier, als auch derjenigen mit auszubildenden oder fertigen Ephippien.

In bezug auf die Ephippialweibchen, die also einen im Durchschnitt höheren Druck aufweisen als die Tiere mit Eiern im Brutraum, scheint sich eine geringe Differenzierung manchmal in dem Sinne geltend zu machen, daß die Tiere mit fertigen schwarzen Ephippien

einen etwas höheren osmotischen Druck aufweisen als die Tiere, deren Ephippien noch in der Ausbildung begriffen sind. Im Durchschnitt aber ist der Binnendruck der Ephippialweibchen nicht unwesentlich größer als derjenige der Tiere, die Eier im Brutraum haben.

Besonders interessant ist aber der Nachweis, daß Tiere, die von einem unter den auseinandergesetzten Bedingungen gehaltenen Weibchen abstammen, aber unter sehr guten Ernährungsbedingungen aufgezogen worden sind, selbst dann, wenn sie Eier produzieren, einen im Durchschnitt wesentlich höheren Binnendruck aufweisen als das Mutterindividuum. Es gelang nicht, die Tiere so groß zu ziehen, als ich sie zur Untersuchung brauchte, ohne daß sie Eier gebildet hätten. Höchst wahrscheinlich ist der Druck der Tiere, die noch keine Eier gebildet hatten und wegen ihrer Kleinheit nicht zu untersuchen waren, noch ein gut Stück höher als derjenige der Tiere, die Eier im Brutraum aufweisen.

Es ist hieraus zu ersehen, wie ungeheuer wichtig es zur Erhaltung vergleichbarer und eindeutiger Resultate ist, nur Tiere zur Untersuchung heranzuziehen, die mit völlig gleichen vererbten Eigenschaften ausgestattet und unter gleichen äußeren Bedingungen aufgewachsen sind. Insbesondere aber ist es notwendig, daß die Ernährung aller Tiere eine gleichartige ist.

Versuch 4.

Entnimmt man im Gegensatz zu diesem Versuch die zu untersuchenden Tiere einer Kultur, in der sich Tiere verschiedener Würfe befinden, so wird die Übersichtlichkeit und Einheitlichkeit der Ergebnisse meistens nicht unwesentlich getrübt. In den beiden folgenden Kulturen stammen die untersuchten Daphniden aus Kulturgläsern, in denen vor Wochen ein parthenogenetisch sich fortpflanzendes Weibchen isoliert worden war. Da die abgesetzten Würfe nicht aus den Gläsern entfernt wurden, so befand sich bald eine große Zahl verschieden alter, aber häufig doch ziemlich gleich großer Tiere in den Kulturgläsern. Nach einiger Zeit ließen sich die verschiedenen Würfe überhaupt nicht mehr äußerlich unterscheiden, so daß ich mir auf gut Glück einige gleich aussehende Tiere herausfing. Es konnte also unter Umständen ein Weibchen, das zur Untersuchung herangezogen wurde, schon eine Reihe von Würfen hinter sich haben, ohne daß es äußerlich von einem Weibchen zu unterscheiden gewesen wäre, das sich gerade anschickte, den ersten

Wurf abzusetzen. Insbesondere ließ sich nicht unterscheiden, ob die Tiere erst einen oder schon mehrere Würfe abgesetzt hatten.

Das Wasser war in beiden Gläsern das gleiche ($\Delta = -0{,}02^0$ C), die Temperatur war diejenige des geheizten Zimmers. In der Nahrung bestand bei diesen Kulturen insofern ein Unterschied, als die Kultur Nr. 1 (Tabelle 17) reichlicher und häufiger durch Algenzusatz ernährt worden war als die Kultur Nr. 2 (Tabelle 18). Es fanden diese reichlichen Nahrungsbedingungen in einem etwas rötlicherem Aussehen der Blutfarbe der Daphnien aus der Kultur Nr. 1 ihren Ausdruck. Auch zeigte sich hier bis auf ein Weibchen, das soeben eine Brut abgesetzt hatte, kein Tier, das nicht Eier im Brutraum trug. Dagegen belebten das andere Kulturglas eine Anzahl von Tieren, die weder Eier noch ein geschwollenes Ovar zeigten.

Die Resultate sind in Tabelle 17 und 18 vereinigt.

Tabelle 17.

Gut genährte Kultur:

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	1	hell, trüb	$-0{,}27^0$	3,3	—
2.	2	klar, hellgelblich	$-0{,}28^0$	3,4	—
3.	8	klar, gelblich	$-0{,}23^0$	2,8	—
4.	2	klar, hellrötlich	$-0{,}26^0$	3,1	—
5.	—	„ „	$-0{,}27^0$	3,3	Brutraum groß, leer
6.	Eph.	„ „	$-0{,}29^0$	3,5	—
7.	2	„ „	$-0{,}27^0$	3,3	—
8.	3	„ „	$-0{,}26^0$	3,1	—
9.	3	rötlich, leicht trüb	$-0{,}26^0$	3,1	—
10.	1	rötlich, klar	$-0{,}29^0$	3,5	—
11.	Eph.	hell, klar	$-0{,}29^0$	3,5	Ephippium leer
12.	2	rötlich, klar	$-0{,}30^0$	3,6	—

Tabelle 18.

Mangelhaft ernährte Kultur:

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	—	leicht rötlich, klar	$-0{,}27^0$	3,3	—
2.	—	„ „ „	$-0{,}29^0$	3,5	—
3.	5	„ „ „	$-0{,}24^0$	2,9	—
4.	4	rötlich-gelblich	$-0{,}22^0$	2,7	—
5.	Eph.	rötlich, klar	$-0{,}35^0$	4,2	Ephippium schwarz
6.	—	„ „	$-0{,}20^0$	2,4	Ovar dick
7.	—	„ „	$-0{,}21^0$	2,5	—
8.	1	rötlich, leicht trüb	$-0{,}27^0$	3,3	—
9.	2	klar, hell	$-0{,}28^0$	3,4	—

Wenngleich aus den soeben auseinandergesetzten Gründen auch das Resultat kein so übersichtliches sein kann, wie es eine Untersuchungsreihe einer Kultur ganz gleichaltriger Tiere ergibt, so zeigt sich doch trotz des verschiedenen Alters der untersuchten Tiere deutlich, daß Individuen mit Eiern einen im Durchschnitt geringeren Druck aufweisen als Tiere ohne Eier, während Ephippialweibchen durchschnittlich einen höheren Binnendruck den anderen gleich alten Weibchen gegenüber zeigen.

Daß Jungtiere, die noch nie zur Eiproduktion gelangt sind, stets unter normalen Umständen einen hohen Druck aufweisen, zum mindesten aber denjenigen älterer Tiere, die schon Eier produzierten oder bei der Ephippienbildung sind, an Höhe übertreffen, ist mir stets nachzuweisen möglich gewesen. Zumeist begegnet man solchen Tieren in einer Population mitten unter herangewachsenen und alternden Tieren, und man muß sich demnach hüten, sie bei Untersuchungen ohne weiteres mit heranzuziehen, wenn es sich um den Vergleich gleichaltriger Tiere handelt. Im Anfange der Untersuchungen war ich immer sehr erstaunt, derart auffallende Unterschiede der Gefrierpunktserniedrigungen bei Tieren ein und derselben Kultur zu finden, bis mir endlich bei genauer Beobachtung der Nachweis der großen individuellen Verschiedenheiten des Binnendruckes jüngerer und älterer Tiere gelang, und ich diese Erscheinung als in den Änderungen der Blutbeschaffenheit infolge der physiologischen Vorgänge, abhängig von Assimilation, Eiproduktion und Alter, begründet zu erkennen glaubte.

Versuch 5.

Einer sich selbst überlassenen, einem parthenogenetisch sich fortpflanzenden Weibchen entstammenden Kultur in einem Heizaquarium (Temperatur + 18° C) wurden nach etwa dreiwöchigem Verweilen

Tabelle 19. (Hierzu die schwarzen Punkte der Fig. 17.)
Wasser: $\Delta = -0{,}21°$ C:

Nr.	Eier	Ephipp.	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Absol. Δ	Bemerkungen
1.	—	braun	gelblich, klar	— 0,35°	4,2	— 0,14°	—
2.	—	schwarz	gelblich, leicht trüb	— 0,36°	4,4	— 0,15°	—
3.	—	—	rötlich	— 0,39°	4,7	— 0,18°	Keine Eier produziert. Ovar leicht geschwollen
4.	—	—	„	— 0,39°	4,7	— 0,18°	
5.	—	—	„	— 0,41°	5,0	— 0,20°	

in dieser Kultur, deren ältere Tiere infolge unzureichender Nahrung Ephippien bildeten, einige Ephippialweibchen und einige Jungtiere, die kleiner als die älteren Weibchen waren, zur Untersuchung entnommen.

Das Wasser besaß eine Gefrierpunktserniedrigung von $-0{,}21^0$ C. Aus vorstehender Tabelle sind die Unterschiede deutlich abzulesen.

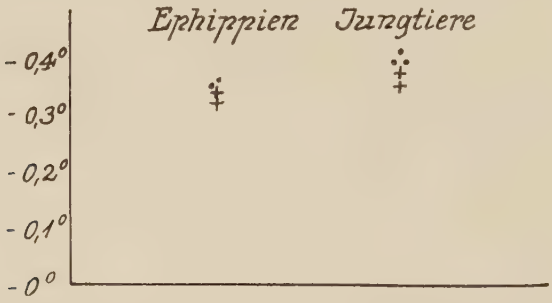

Fig. 17.

Versuch 6.

Unter ähnlichen Bedingungen kam das Resultat der nächsten Tabelle zustande; es standen hier leider nur sehr wenig Tiere zur Verfügung. Die untersuchten Tiere entstammten einer älteren, wenig gefütterten Kultur des Heizaquariums. Die Gefrierpunktserniedrigung des Wassers belief sich auf $-0{,}12^0$ C. Dementsprechend sind natürlich auch die Depressionen der Daphniden an sich niedriger als in der vorhergehenden Kultur.

Tabelle 20. (Hierzu die Kreuze der Fig. 17.)
Wasser: $\Delta = -0{,}12^0$ C:

Nr.	Eier	Ephipp.	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Absol. Δ	Bemerkungen
1.	—	schwarz	gelblich, klar	$-0{,}32^0$	3,9	$-0{,}20^0$	—
2.	—	„	rötlich	$-0{,}34^0$	4,1	$-0{,}22^0$	—
3.	—	—	hellgelb, klar	$-0{,}37^0$	4,5	$-0{,}25^0$	keine Eier produziert
4.	—	—	leicht rötlich	$-0{,}35^0$	4,2	$-0{,}23^0$	

Versuch 7.

Den Unterschied der Depressionen eines alten und vieler junger Tiere bringt folgender Versuch zum Ausdruck.

Ein parthenogenetisch sich fortpflanzendes Weibchen, das bei reicher Algenernährung und günstiger Temperatur (+19° C) in einem großen Kulturglas, dessen Wasser eine Gefrierpunktserniedrigung von — 0,02° C besaß, gehalten wurde, setzt auf einen Wurf etwa 20 Jungtiere ab. Diese Brut ließ ich unter diesen günstigen Umständen mit dem Muttertier zusammen bei bester Ernährung aufwachsen. Ein zweiter Wurf, den das alte Weibchen absetzte, isoliert in einem besonderen Kulturglas, wurde nicht mit untersucht. Als die Jungtiere das Stadium der fünften Häutung erreichten, wurden sechs von ihnen gleichzeitig mit dem Muttertier untersucht. Einige Tage später bestimmte ich die Gefrierpunktserniedrigungen der übrigen Tiere, die teils schon Würfe abgesetzt hatten. Zwei Tiere hatten ein Ephippium gebildet, da ich drei Tage zuvor mit dem Algenzusatz ausgesetzt hatte. Ein erneuter Zusatz von Algen hinderte eine weitere Ausbildung der Ephippien.

Das Resultat birgt folgende Tabelle:

Tabelle 21.

4. VI. Muttertier:

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	—	leicht rötlich, klar	— 0,27°	3,3	Etwa $1^1/_2$mal so groß als die Jungtiere

4. VI. Jungtiere:

Nr.	Eier	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	—	klar, hellrot	— 0,34°	4,1	Ovar leicht geschwollen
2.	4	„ „	— 0,30°	3,6	—
3.	3	„ „	— 0,33°	4,0	—
4.	6	„ „	— 0,32°	3,9	—
5.	—	leicht trüb	— 0,35°	4,2	Ovar dick
6.	—	klar, hellrot	— 0,37°	4,5	„ „
7.	Eph.	rötlich, klar	— 0,47°	5,7	—
8.	Eph.	„ trüb	— 0,38°	4,6	—
9.	6	klar, hellrot	— 0,36°	4,4	—
10.	7	„ „	— 0,35°	4,2	—
11.	4	hellgelblich	— 0,35°	4,2	—
12.	—	„	— 0,33°	4,0	Wurf abgesetzt
13.	—	„	— 0,31°	3,8	

Es ist deutlich zu erkennen, um wieviel tiefer die Depression des Muttertieres, das ja wesentlich älter ist, den Depressionen der Jung-

tiere gegenüber ist, bei denen auch — wei bei den bisherigen Kulturen — ein geringer Unterschied zwischen solchen Tieren mit und ohne Eier und mit Ephippien zu konstatieren ist.

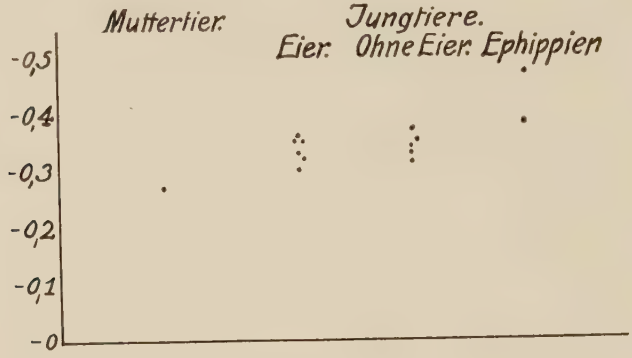

Fig. 18.

Es sei hier ausdrücklich darauf hingewiesen, daß ich diese Tatsache immer und immer wieder in allen Kulturen und unter den mannigfachsten Umständen bestätigen konnte. Die drei soeben hier angeführten Versuche sind nur Beispiele, die das verschiedene Verhalten des Binnendrucks besonders deutlich vor Augen führen. Im übrigen verweise ich auf die vielen Beispiele in anderen Kulturen.

Längenmessungen.

Versuch 8.

Messungen der Längenzunahme beim Wachstum führte ich an den verschiedensten Kulturen aus. Sie zeigten in ihrer Durchführung allerdings manchmal kleine Schwierigkeiten, da den Tieren das häufige Pipettieren und Liegen auf dem Objektträger zu schaden schien. Am besten und im Durchschnitt am gleichförmigsten konnte ich das Wachstum an einer bei Zimmertemperatur und recht mäßiger Algenfütterung in einem Kulturglas gehaltenen, von einem parthenogenetisch sich fortpflanzenden Weibchen erhaltenen Brut kontrollieren.

Ich halte diese Messungen für ein gutes Beispiel dafür, in welch gleichmäßiger, aber doch relativ langsamer Art und Weise sich unter ziemlich ungünstigen Bedingungen das Wachstum vollzieht, so daß ich die Zahlen in extenso von der ersten bis zur siebenten

Häutung, bei der sich erst Ovarien anlegten oder Eier oder Ephippien gebildet wurden, hier folgen lasse.

Die Tiere waren am 5. Februar geboren und ergaben bei ihrer Messung vom 6. Februar an folgende Werte[1]):

6. II.	$\frac{22}{66}$,	$\frac{21}{68}$,	$\frac{25}{68}$,	$\frac{24}{69}$,	$\frac{24}{66}$.			
7. II.	$\frac{24}{68}$,	$\frac{25}{66}$,	$\frac{24}{69}$,	$\frac{24}{68}$.				
9. II.	$\frac{26}{86}$,	$\frac{25}{84}$,	$\frac{27}{84}$,	$\frac{26}{84}$,	$\frac{25}{85}$,	$\frac{26}{86}$,	$\frac{26}{88}$.	
10. II.	$\frac{31}{94}$,	$\frac{29}{102}$,	$\frac{32}{93}$,	$\frac{27}{97}$,	$\frac{32}{98}$.			
11. II.	$\frac{29}{96}$,	$\frac{33}{98}$,	$\frac{30}{99}$,	$\frac{31}{98}$,	$\frac{29}{97}$,	$\frac{33}{97}$,	$\frac{30}{94}$,	$\frac{20}{93}$.
13. II.	$\frac{35}{116}$,	$\frac{35}{104}$,	$\frac{38}{112}$,	$\frac{34}{108}$,	$\frac{29}{113}$,	$\frac{33}{108}$.		
16. II.	$\frac{38}{124}$,	$\frac{35}{123}$,	$\frac{34}{118}$,	$\frac{35}{120}$,	$\frac{35}{119}$.			
17. II.	$\frac{38}{124}$,	$\frac{36}{126}$,	$\frac{40}{132}$,	$\frac{36}{130}$,	$\frac{37}{120}$,	$\frac{37}{128}$.		
19. II.	$\frac{38}{131}$,	$\frac{39}{132}$,	$\frac{33}{119}$,	$\frac{37}{124}$,	$\frac{33}{121}$,	$\frac{36}{134}$,	$\frac{40}{132}$.	
21. II.	$\frac{37}{134}$,	$\frac{35}{122}$,	$\frac{39}{130}$,	$\frac{33}{120}$,	$\frac{36}{131}$.			
23. II.	$\frac{35}{136}$,	$\frac{40}{130}$,	$\frac{36}{142}$,	$\frac{38}{136}$,	$\frac{35}{130}$,	$\frac{38}{126}$,	$\frac{35}{138}$.	

Tabelle 22.

Überträgt man diese Werte in ein Koordinatensystem, so ergibt sich das folgende Bild:

Es zeigt sich also bei solch ungünstigen Nahrungsverhältnissen ein relativ langsames Wachstum. Leider war es mir nicht mehr möglich, die Tiere noch weiter zu messen. Es gelang mir aber nach einer Woche, noch einige Tiere auf ihren Blutdruck hin zu untersuchen. Bezeichnenderweise trugen viele der Individuen Ephippien, nur sehr wenig Tiere besaßen ein dickes, grünes Ovar. Außer einigen Würfen, die in der Kultur herumschwammen, erblickte ich weder Eier noch Embryonen bei irgendeinem Tier, ein Zeichen, daß es den Tieren nicht sonderlich gut ging.

Das Wasser zeigte eine Depression von $\Delta = -0{,}04^0$ C, Die Werte der Depressionen der Daphnien ergeben sich aus der Tabelle 23.

[1]) Längeneinheit 10 μ.

An Hungerkulturen, d. h. Kulturen, denen nur ganz geringe Nahrungsmengen von Zeit zu Zeit zugesetzt wurden, gelang mir mehr-

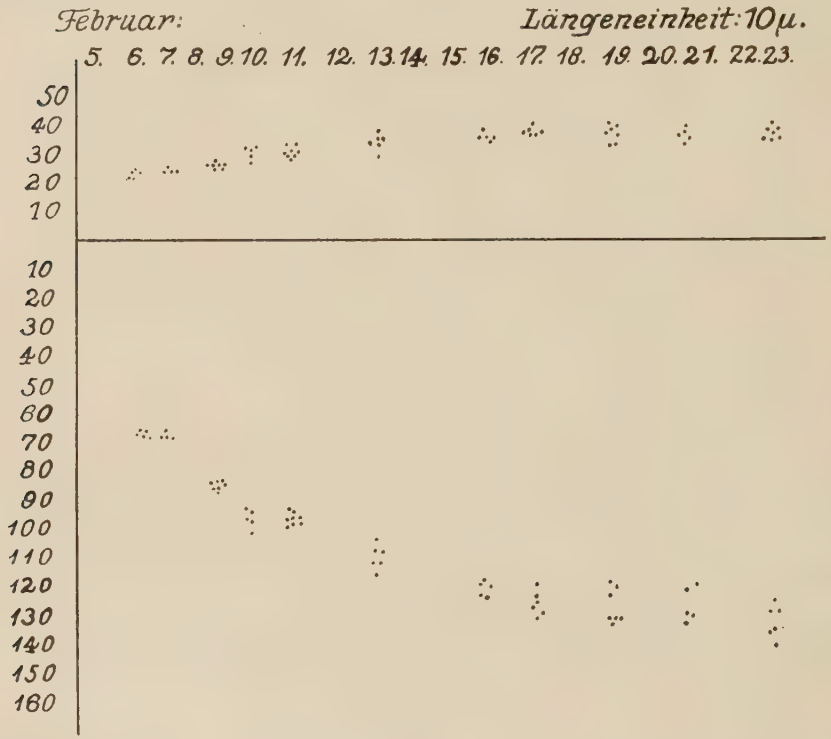

Fig. 19.

Tabelle 23.

Wasser: $\Delta = 0{,}04^0$ C:

Nr.	Eier	Ephippium	Blutbeschaffenheit	Δ	Atm.	Bemerkungen
1.	—	schwarz	rötlich-gelblich, klar	$-0{,}30^0$	3,6	—
2.	—	braun	„ „ trüb	$-0{,}29^0$	3,5	—
3.	—	braun	gelblich, klar	$-0{,}30^0$	3,6	—
4.	—	—	rötlich	$-0{,}35^0$	4,2	Ovar dick

mals die interessante Tatsache, zahlenmäßig abzulesen, daß mit Wachstum verbundene Häutungen auf längere Zeit unterbleiben können oder nur ganz selten vor sich gehen, wenn die Tiere infolge Nahrungsmangels nur gerade noch die zum Leben notwendigen Nah-

rungsmittel aus dem Wasser aufzunehmen imstande sind. Sie gewinnen dann bald ein blasses Aussehen und gehen, wenn ihnen nicht rechtzeitig Nahrung geboten wird, zugrunde.

Verteilt man einen Wurf unter gleichen Bedingungen auf zwei Kulturgläser und läßt die Tiere des einen Glases hungern, während man dem anderen reichlich Nahrung zusetzt, so läßt sich schon nach kurzer Zeit mit bloßem Auge deutlich erkennen, daß die gefütterten Tiere gleichmäßig und schnell heranwachsen, eine gesunde Farbe behalten und schließlich zur Eibildung schreiten, wohingegen die ungefütterten Individuen viel kleiner bleiben, blässer und blässer werden und schließlich, wenn sie gar keine Nahrung mehr erhalten, tot zu Boden sinken. Reicht in der Kultur die Nahrung gerade hin, um die zur Fortpflanzung nötige Größe zu erreichen, so werden ein oder zwei Subitaneier gebildet, oder es entsteht ein Ephippium.

Auffällig ist aber in allen Fällen die bleiche Körperfarbe, die zarte Schale und der ganz geringe Binnendruck, der bei solchen Hungertieren im Durchschnitt nur etwa zwei Drittel des Binnendrucks der vom gleichen Weibchen abstammenden, aber unter günstigen Nahrungsbedingungen gehaltenen Individuen beträgt, sofern er nicht noch tiefer sinkt. Dieses gewaltige Absinken des Druckes und die Sistierung des Wachstums bei Hungerindividuen konnte ich häufig unter den mannigfachsten Bedingungen, wie z. B. in stark- und schwachsalzhaltigen Gewässern, bei hohen und niederen Temperaturen zahlenmäßig belegen. Sehr bemerkenswert ist das häufige Auftreten von Männchen in den Hungerkulturen.

Es ist mein Ziel, an einer großen und umfassenden Serie von Messungen den Lauf der Binnendruckschwankungen bei unveränderten äußeren Bedingungen im Zusammenhang mit Längenmessungen festzustellen, und zwar 1. bei jungen, noch keine Eier produzierenden Tieren, 2. bei Tieren zur Zeit der ersten Eiproduktion, 3. bei älteren, eitragenden Tieren, 4. bei ganz alten eilosen Individuen, 5. bei ephippientragenden Tieren (jüngere und ältere).

Im Zusammenhang wäre auf Grund dieser Befunde auch einer Erscheinung eine Deutung beizulegen, die bisher mangelte.

Die Untersuchungen fast aller Autoren bestätigen, daß ein älteres Individuum nur in geringem Maße in den Stand gesetzt ist, auf äußere Einflüsse durch umfangreiche Ummodelungen und Gestaltsveränderungen zu reagieren. Man begegnet fast allgemein der Erscheinung, daß plumpe Winterformen beim Herannahen der wärmeren

Jahreszeit (mit ihrer größeren Nahrungsmenge) zugrunde gehen. Es scheint das seinen Grund erstens wohl darin zu finden, daß der Panzer älterer Tiere fester gefügt und darum wenig gestaltungsfähig ist, und zweitens in der nunmehr feststehenden Tatsache, daß äußere Einflüsse auch auf die Blutbeschaffenheit und damit den osmotischen Binnendruck wirken.

Wir wissen nun, daß die Temporalvariation sich nicht langsam, sondern außerordentlich rasch in kurzer Zeit vollzieht: Wesenberg-Lund setzt ca. drei Wochen für den Wechsel der Temporalvariation an, und zwar zu einer Zeit, wo die Wassertemperatur etwa $+12^0$ C bis $+16^0$ C, wahrscheinlich $+14^0$ C bis $+16^0$ C beträgt. Nun finden sich in der Zeit des Übergangs von der kälteren zur wärmeren Jahreszeit, und umgekehrt von der wärmeren zur kälteren, oft sonderbare Erscheinungen. Es treten nämlich in den Bruträumen rundköpfiger Frühjahrsformen Jungtiere mit wohlausgebildeten spitzen Helmen auf, während spitzköpfige Spätjahrsformen, die also selbst bei höheren Temperaturen zur Welt gekommen waren, rundköpfige Embryonen ausschlüpfen lassen. Auch beim Heranwachsen der Jungtiere bleibt deren Kopfform im wesentlichen die gleiche. Es findet sich also kein sanfter Übergang von einer Form zu der anderen, sondern ein Sprung zwischen „Frühjahrs- und Sommerform". Zwei Generationen sowohl als zarte Jungtiere als auch als ausgewachsene Individuen von ganz veränderter Gestalt, die eine aus der anderen hervorgegangen und doch so verschieden, daß man auf ihr abweichendes Aussehen früher verschiedene Arten zu gründen suchte! (Nach Wesenberg-Lund.)

Man hat sich nun bemüht, diese Erscheinung mit der Viscosität des Wassers in Beziehung zu bringen, indem man direkt die sinkende und wachsende „Zähigkeit" des Wassers für die Ausbildung der spitz- und rundköpfigen Formen verantwortlich machen wollte. „Variationen der Viscosität wie des spezifischen Gewichts einerseits und Temporalvariation andererseits verhalten sich zueinander wie Ursache und Wirkung" (Wesenberg-Lund 1900). Wenngleich diese theoretisch-physikalische Erwägung uns das Verständnis für die Ummodelungen im Bau mancher Planktonten erleichtert, und vielerlei Variationen in bestem Einklang mit den periodischen Änderungen des physikalischen Zustandes des Wassers stehen, so scheint sie mir doch gerade bei Deutung der eben erwähnten Erscheinung zu versagen.

Ganz abgesehen davon, daß es wunderbar wäre, das so geringe Änderungen der Viscosität bei Schwankungen um wenige Grade so mächtige Variationen der Gestalt hervorrufen könnten, so ist der Hauptgrund, der sich gegen diese Deutung einwenden läßt, doch der, daß die Variationen ja gar nicht in dem neuen Milieu (Wasser) entstehen, sondern im Brutraum. Die Tiere erhalten ihre körperliche Ausbildung in einer Flüssigkeit, die sicherlich einen anderen (wahrscheinlich höheren) osmotischen Druck aufweist als das Wasser, das sie später beleben. Es kann also von einer Wirkung der verminderten oder erhöhten Viscosität des Wassers auf die Ausbildung des Helmes nicht wohl gesprochen werden. Eine solche kann man höchstens erst in Betracht ziehen, wenn die Variation nach einer Häutung im Wasser auftritt.

Die Erklärung der ganzen Erscheinung ist vielmehr auf Grund der vorliegenden Ergebnisse darin zu suchen, daß mit Steigerung oder Schwächung der Assimilationsintensität, die ja mit einem Steigen oder Sinken der Temperatur und der wahrscheinlich damit verbundenen Nahrungsstoffspeicherung (Nahrungsaufnahme) verbunden ist, ein Steigen und Sinken des Binnendruckes der Embryonen infolge besserer Assimilationsbedingungen Hand in Hand geht. Die spitzköpfigen Tiere stellen sich ein, wenn sich die Temperatur erhöht, der Stoffwechsel also ein intensiverer wird (was seinen Ausdruck in höherer Depression findet), während die rundköpfigen Daphnien dann angetroffen werden, wenn die Assimilationsintensität abnimmt, also z. B. bei einem Übergang in schlechtere Temperaturverhältnisse.

Die Ausbildung des Helmes ist also auch hier durch die Größe des Blutdrucks bedingt (20).

Aber auch bei ausgewachsenen Individuen gibt es noch einen deutlichen, äußeren Indikator für den Binnendruck. Eine sich durch eine tief eingebuchtete Stirn auszeichnende Daphnie der Longispinagruppe ist die von Sars Daphnia cavifrons benannte Form. Im Gegensatz dazu ist bei Daphnia pellucida P. E. Müller der untere Kopfrand konvex ausgebildet. Zwischen diesen beiden Extremen schwankt nun bei allen anderen Formen, wie Wagler ausführt, die Gestalt der Stirnlinie. So zeigt z. B. Daphnia cucullata ein gerades Profil, doch sind geringe Einbuchtungen auch hier manchmal nachzuweisen. Wagler fand, daß die ersten Generationen im Jahre und die letzten zumeist größere Einbuchten aufweisen, als die Sommertiere. Aber auch die Altersvariation zeigt eine Tendenz zur Vertiefung der Stirn-

linie. Wagler konnte aber interessanterweise auch künstlich in seinen Kulturen die Varietät cavifrons züchten, und zwar reagierten die lange Zeit von ihm gehaltenen Daphniden „ungemein schnell auf schlechte Fütterung mit einer Einbuchtung der Stirn, einem ‚Hungerknick', selbst cucullata zeigte die gleiche Reaktion, die so charakteristisch ist, daß man nach ihr den Ernährungszustand der Kultur beurteilen kann". Nun sind aber die Variationen des Herbstes auch durch einen solchen Knick gekennzeichnet, und darum schreibt Wagler wohl vollkommen mit Recht: „Ihr Aussehen mag ungenügende Nahrungsaufnahme zum Anlaß haben. Ob nun dieses wieder auf wirklichem Nahrungsmangel beruht oder auf inneren physiologischen Gründen, einer gewissen Depression, mag dahingestellt bleiben." Und weiter fügt Wagler noch als Parallele die Altersvariation an, indem er ausführt: „Die Tiere, die sich im Optimum der parthenogenetischen Fortpflanzung befinden, haben immer ein mehr gerades Profil als die alten Weibchen, die kaum noch Eier zu produzieren imstande sind. Die als variatio cavifrons beschriebenen Daphniden sind meiner Ansicht nach in der Mehrzahl der Fälle solche alte Weibchen aus dem Spätherbst."

Auch die Spina scheint nach Größe und Richtung ein Indikator des Binnendrucks zu sein. Wagler macht darauf aufmerksam, daß Sommertiere einen längeren Schalenstachel besitzen als die Weibchen, die im Herbst vor der Bildung der Ephippien stehen. Auch ich konnte in meinen Kulturen wahrnehmen, daß alte Tiere mit kürzeren Spinen ausgestattet sind als jüngere Tiere. Ebenso zeigte sich, daß gut ernährte, vor allem aber gemästete Tiere eine größere Spina aufweisen als hungernde Individuen, deren Spina sich bei der Häutung verkürzen kann.

Insbesondere aber zeigen ganz junge, noch nicht zur Eibildung gelangte Tiere einen relativ langen Schalenstachel, der manchmal an Länge das Abdomen erreichen kann. Mit Ostwalds theoretischer Erklärung der Wirkungsweise der Spinen steht dieses Auftreten langer Spinen bei kleinen, jungen Tieren in bemerkenswertem Widerspruch.

Alle diese Veränderungen scheinen aber — wie aus den Versuchen hervorgeht — ihren Grund in den veränderten Binnendruckverhältnissen zu haben.

3. Wahrscheinlicher Verlauf der Binnendruckschwankungen einer Daphnide.

Überblickt man die im Laufe der verschiedenen Versuchsreihen an Einzelheiten gewonnenen Resultate und prüft sie in bezug auf die ihnen allen gemeinsamen Erscheinungen, so drängt sich die Frage auf, in welcher Weise sich wohl die Binnendruckschwankungen im Laufe des Lebens eines Individuums unter dem Einfluß der verschiedenen physiologischen Betätigungen bei normalen Verhältnissen vollziehen mögen.

Es geht natürlich aus technischen Gründen nicht an, an einem Einzelindividuum die Schwankungen des Binnendrucks zu verfolgen. Man muß darum zum Vergleich eine Anzahl von Tieren, die unter denselben Bedingungen gehalten wurden, mit erblich gleichen Anlagen ausgestattet sind, aber in verschiedenen Stadien der Entwicklung stehen, heranziehen.

Unter der Voraussetzung günstiger Versuchsbedingungen, d. h. bei reicher Ernährung und optimaler Temperatur, scheint sich die durchschnittliche Kurve der Binnendrucksschwankungen etwa folgendermaßen zu gestalten.

Leider ist eine direkte Untersuchung der Jugendstadien ja einstweilen noch nicht möglich (21). Es läßt sich zunächst nur konstatieren, daß bei Erreichung der Fähigkeit, Eier zu produzieren, der Druck auf einer relativ hohen (im Leben des Individuums wahrscheinlich höchsten) Stufe steht.

Nach Erreichung dieses Stadiums nimmt der „absteigende Ast" der Kurve seinen Anfang. Denn mit dem Einsetzen der Eibildung stellt sich ein Sinken des Druckes ein, das seinen Grund wahrscheinlich in der Entziehung von osmotisch wirksamen Stoffen aus dem Blut für die Ausbildung der Eier hat. Dieses Sinken des Druckes ist im großen und ganzen proportional der Zahl der produzierten Eier, d. h. es würde also ein Tier, das eine große Zahl Eier zur Ausbildung zu bringen hat, einen niedrigeren Druck aufweisen als ein Schwestertier, das nur wenig Embryonen absetzen wird.

Es steht nun zu vermuten, daß nach dem Absetzen eines Wurfes für eine kurze Zeit ein geringes Ansteigen des Druckes sich geltend macht, da wahrscheinlich bestimmte Stoffe (Nahrungsstoffe?) sich eine Zeitlang in der Körperflüssigkeit finden. Die Bildung des nächsten Wurfes bringt dann wiederum ein Sinken des Druckes mit

sich. Da nun aber der „aufsteigende Ast" der kleinen, sekundären Krümmung in der Gesamtkurve, welcher der Pause zwischen je zwei Würfen entspricht, wahrscheinlich in der Mehrzahl der Fälle nicht mehr ganz die Höhe des Ausgangspunktes des sekundären absteigenden Astes, der dem Absinken des Druckes infolge der Produktion von Eiern entspricht, erreicht, und da die folgende Eiproduktion ihrerseits wiederum ein stärkeres Fallen des Druckes im Gefolge zu haben scheint, ohne beim Ansteigen sich wieder zur alten Höhe zu erheben, so sinkt der Druck im ganzen von Wurf zu Wurf mehr und mehr, so daß schließlich alte, große Tiere einen wesentlich geringeren osmotischen Druck als jüngere Individuen aufzuweisen haben.

Nun geht das Absinken des Druckes der Zahl der abgesetzten Eier bis zu einem gewissen Grade parallel. Allerdings ist hierbei nicht außer acht zu lassen, daß viel Eier ja nur dann gebildet werden, wenn viel Nahrungsstoffe zu Gebote stehen; unter letzteren Umständen kann sich ein Tier, wenn es in der Lage ist, seinem Körper infolge einer guten Assimilation immer wieder viel Nährstoffe zu bieten, auf einem relativ hohen Druck für lange Zeit halten. In solchen Fällen wird zwischen den einzelnen Würfen ein größerer Unterschied des Druckes nicht bestehen, gibt es doch Tiere, die für lange Zeit einen Wurf nach dem andern absetzen können, ohne eine sichtliche Schwächung zu zeigen.

Sind die Lebensbedingungen aber nicht sehr gut, so können schon nach einer ganz geringen Zahl von Würfen, ja nach ganz wenig abgesetzten Eiern, sich bedeutende Schwächungen geltend machen. Unter ungünstigen Umständen scheint bisweilen schon nach ein oder zwei Würfen ein sehr bedeutendes Sinken eingetreten zu sein, das man bei gut ernährten Tieren erst nach vielen Würfen nachweisen kann. Es müssen also durchaus nicht etwa Tiere, welche die gleiche Zahl von Eiern produzieren, auch den gleichen osmotischen Binnendruck haben. Dieser ist vielmehr, wie wir gesehen haben, von der Assimilationsfähigkeit des Tieres, der gebotenen Nahrung, der Zahl der abgesetzten Würfe und von inneren Einflüssen gemeinsam abhängig.

Stets läßt sich aber bei einem Tier im Laufe der Zeit nach vielen Würfen eine Art „Altersschwächung", die sich in niedrigem Druck und heller Farbe der Körperflüssigkeit geltend macht, konstatieren, und die natürlich bei verschiedenen Tieren je nach der Assimilationsfähigkeit und sonstigen Faktoren zu ganz verschiedener Zeit ein-

zusetzen pflegt. Je besser die Nahrungsbedingungen sind, desto später setzt im allgemeinen die Altersschwächung ein. Es gibt natürlich auch in gut gefütterten Kulturen Tiere, deren Assimilation eine schlechte ist, oder die infolge irgendwelcher Mängel nicht in den Stand gesetzt sind, sich normal zu ernähren, und bei denen sich darum eine Art „Altersschwächung" schon frühzeitig geltend macht.

Nicht ganz außer acht zu lassen ist auch der Einfluß der Anzahl der Generationen auf den osmotischen Druck. Wenngleich dieser Einfluß auch vielleicht ein sehr geringer ist, und mir sein Nachweis bislang noch nicht glückte, so glaube ich doch nicht fehl zu gehen in der Annahme, daß Tiere, die einer späten parthenogenetischen Generation entstammen, von Anfang an nicht mehr einen so hohen Binnendruck aufweisen wie Tiere, die einer der ersten Generationen angehören.

Auffällig ist die Erscheinung des Ansteigens des osmotischen Druckes bei der Ephippienbildung. Der Binnendruck steigt höchstwahrscheinlich mit fortschreitender Ausbildung der Ephippien mehr und mehr an, um schließlich nach fertiger Ausbildung des Ephippiums in manchen Fällen beinahe den Druck eines Jungtieres zu erreichen. Findet man doch häufig, daß der Druck dann am höchsten ist, wenn das Ephippium vollkommen ausgebildet ist. Die Erklärung dieses Ansteigens scheint in der Annahme zu liegen, daß die Binnenflüssigkeit des Körpers nichts oder nur sehr wenig zur Eiausbildung beizutragen hat, mithin viele osmotisch wirksame Stoffe dem Blut verbleiben oder aber modifiziert abgesetzt werden (22). Woltereck weist darauf hin, daß bei der Ephippienbildung auch eine Verkürzung der Schalen und eine Einengung des Schalenbrutraumes eintritt. Es ist sehr wahrscheinlich, daß mit diesem Vorgang eine Wasserabgabe des Blutes verbunden ist, die eine erhöhte Konzentration der Körperflüssigkeit zur Folge haben würde.

Unwillkürlich verknüpft sich aber mit dem Begriff der Ephippienbildung die Vorstellung einer Art Regulation. Denn in der Regel werden Ephippien dann ausgebildet, wenn der Binnendruck des Tieres ein sehr niedriger ist, so bei schlechter Ernährung, hoher Generations- und Wurfzahl, veränderter Assimilation infolge schädlicher Temperatureinflüsse. Der Körper greift also zu einer Art Eigenhilfe, wenn die von dem Blut gebotenen Substanzen zur Eiausbildung nicht ausreichend sind. Daher ist es dann begreiflich, daß z. B. im Freien, solange genug Nahrung geboten wird, mit der

Austrocknung eines Tümpels durchaus nicht immer die Bildung von Ephippien Hand in Hand gehen muß. Erst wenn die Nahrungsverhältnisse ungünstig werden, mithin der Binnendruck sinkt, setzt die Ephippienbildung ein. Insbesondere zeigt sich das bei Daphnia pulex, desgleichen läßt sich experimentell in Kulturen die Bildung von Ephippien erreichen, wenn man die Tiere ungünstigen Bedingungen aussetzt oder — anders gesprochen — den Binnendruck zum Sinken bringt.

Somit wäre die Ausbildung der Ephippien als eine Folge des gesunkenen Binnendruckes, der seinerseits in der Hauptsache von der Assimilationsintensität abhängig ist, anzusehen.

Aus dem Angeführten erhellt, daß die ontogenetische Kurve des osmotischen Binnendruckes also je nach den Umständen eine sehr verschiedene sein wird. Geht man von einer Normalkurve aus, d. h. von einer Kurve, die an Tieren bei guter Ernährung und optimaler Temperatur gewonnen wurde, so zeigt diese mit der zunehmenden Zahl der Würfe ein allmähliches Abnehmen des Binnendruckes, dem häufig nach einer Reihe von Würfen wieder ein mit der Ausbildung eines Ephippiums einsetzendes Ansteigen des Druckes folgt. Unter ungünstigen Bedingungen aber, wenn die Assimilationsfähigkeit sehr geschwächt ist, findet dieses Sinken des Druckes viel rascher statt; bei schlechten Verhältnissen wird die normale Höhe zumeist auch in den ersten Stadien der Ausbildung gar nicht erreicht, der Binnendruck ist dann von vornherein ein viel niedrigerer als derjenige der besser ernährten Schwesterindividuen.

Alle diese Betrachtungen gelten natürlich nur unter der Voraussetzung sich vollkommen gleichbleibender äußerer Lebensbedingungen. Ändert sich im Laufe der Entwicklung eines Einzeltieres die Nahrungsmenge in dem Sinne, daß die Verhältnisse für das Tier ungünstigere werden, so erfolgt je nach dem Grade der Verschlechterung ein mehr oder minder rasches Sinken des Binnendruckes, während eine Veränderung der Lebensbedingungen, die für das Tier im Vergleich zu den bisher obwaltenden Verhältnissen eine Verbesserung bedeuten würde, natürlich ein Ansteigen des Binnendruckes im Gefolge hat. Es kann also im Laufe der Entwicklung eines Einzeltieres eine Änderung der normalen Durchschnittskurve in dem Sinne eines sekundären Ansteigens beim Einsetzen besserer Lebensbedingungen trotz der Produktion von Eiern eintreten, oder

es kann bei mehr oder minder rascher Verschlechterung der Lebensbedingungen ein steilerer Abfall der Kurve einsetzen.

Mehrmalige Änderung der äußeren Lebensbedingungen hat dementsprechend auch ein wiederholtes Schwanken des Binnendruckes im Gefolge, so daß das Bild der diesen Schwankungen entsprechenden Kurve dem normalen Kurvenbild nicht mehr entspricht.

Da der osmotische Binnendruck in erster Linie eine Funktion der Ernährung ist, so erhellt daraus, daß die Kurve sich auch den Schwankungen der Ernährung im großen und ganzen anpaßt. Natürlich haben dann starke Ernährungsänderungen einen gewissen Einfluß auf die Nachkommenschaft, da es einleuchtend ist, daß unter sehr guten Ernährungsbedingungen geborene Tiere wahrscheinlich besser ausgestattet sein werden als schlecht ernährte Individuen.

Natürlich wird der Verlauf der Kurve auch abgeändert, wenn unter dem Einflusse veränderter Außenbedingungen durch Konzentrationsänderung sich die Tiere mit ihrem Binnendruck anpassen müssen. Was die Schwankungen des Binnendrucks bei stärkerer Konzentration des Außenmediums betrifft, so sind hier der Lebensfähigkeit einer Daphnie scheinbar insofern engere Grenzen gezogen, als die Variationsbreite der Schwankungen des Binnendruckes bei einem und demselben Individuum nicht allzu groß sein dürfte. Der Organismus läuft also eventuell Gefahr, einen für sein Fortbestehen verderblichen Unterdruck zu erhalten.

Zusammenfassung.

Nachdem nunmehr eine Reihe von Betrachtungen und Ergebnissen in ihrer großen Mannigfaltigkeit dargestellt worden ist, scheint es angebracht, eine ganz kurze Zusammenstellung der Resultate zu geben:

Es wurde festgestellt, daß alle Daphniden gegenüber dem osmotischen Druck des sie umgebenden Wassers einen mehr oder minder großen Überdruck besitzen. Die Werte der Gefrierpunktserniedrigungen schwanken in weiten Grenzen. Der geringste betrug $\Delta = -0{,}20^0$ C, der höchste $\Delta = -0{,}67^0$ C.

Es zeigt sich allgemein, daß gut ernährte Tiere einen höheren osmotischen Binnendruck aufweisen als schlecht genährte. Es läßt sich aber durch gute Ernährung bei hungernden Tieren binnen

kurzem der osmotische Binnendruck steigern, während nach Nahrungsentzug deutlich ein Sinken des Druckes bei bisher gut genährten Tieren eintritt, das äußerlich häufig seinen Ausdruck in blasser Farbe der untersuchten Tiere findet.

Der Einfluß der Temperatur macht sich in dem Sinne geltend, daß bei Tieren, die bei sehr hohen oder niedrigen Temperaturen gehalten werden, der Binnendruck (wahrscheinlich infolge gestörter Assimilationsverhältnisse) sinkt. Der höchste Druck findet sich im Durchschnitt bei Tieren, die bei $+16^0$ C bis $+20^0$ C gehalten werden. Es zeigt sich aber, daß auch bei niederer Temperatur eine gute Fütterung auf den Binnendruck derart einwirkt, daß er ansteigt. Es wird damit wahrscheinlich gemacht, daß die Temperatur für den Druck nur insofern von Bedeutung ist, als sie auf die Assimilationsintensität großen Einfluß hat.

Ausschlaggebend für einen hohen Druck ist aber eine gute Ernährung. Der Druck scheint mithin in der Hauptsache eine Funktionserscheinung der Assimilation zu sein.

Beim Übersetzen in ein verändertes Milieu zeigen sich in relativ kurzer Zeit innerhalb gewisser Grenzen Anpassungen an höhere oder niedere Konzentrationen durch ein Ansteigen oder Sinken des osmotischen Druckes. Es ist für das Leben des Tieres und für vielerlei physiologische Vorgänge wichtig, daß die Daphniden einen bestimmten „Überdruck" über den Druck des sie umgebenden Mediums aufweisen. Es wird darauf hingewiesen, daß ein hoher Überdruck von größter Bedeutung für die Ausbildung des Helmes und der Spina ist, mithin in morphologischer wie biologischer Hinsicht eine große Bedeutung hat und eine Erklärung für das Auftreten mannigfacher Variationen an die Hand gibt. Bei Anpassungen an höher konzentrierte Lösungen ist der Überdruck für die Ausbildung der Fortsätze maßgebend.

Sehr groß sind die durch Altersunterschiede und physiologische Vorgänge hervorgerufenen Druckunterschiede. Junge Tiere zeigen einen höheren Druck als ältere, insbesondere ganz alte Tiere. Das Sinken des Druckes ist im allgemeinen proportional der Eiproduktion. Längere Parthenogenese bringt — sofern die Ernährungsbedingungen nicht ausnehmend gute sind — den Binnendruck des betreffenden Muttertieres zum Sinken. Bei Tieren mit Ephippien zeigt sich durchschnittlich ein hoher Druck. Im Leben eines Tieres treten demnach bedeutende Schwankungen des Binnendrucks auf.

Es wird der Binnendruck durch die Annahme, daß Stoffe (Nährstoffe) ins Blut aufgenommen werden, in engste Beziehung zur Eiproduktion und Ephippienbildung gebracht. — Der Binnendruck ist somit in weitestem Maße im Leben einer Daphnie Schwankungen ausgesetzt je nach Alter, Generations- und Wurfzahl, Nahrungsbedingungen usw. Er steht in engster Beziehung zu morphologischen Erscheinungen und Fortpflanzungsverhältnissen.

Weit davon entfernt, die hier vorgetragenen Ergebnisse alle auf das große Gebiet biologischer Planktonerscheinungen verallgemeinern zu wollen, oder sie als Normen zu betrachten, nach denen sich bestimmte biologische Vorgänge in der Natur abspielen müßten, scheinen aber doch die gegebenen Erklärungen mit den gefundenen Ergebnissen in gutem Einklang zu stehen. Ich mache aber andererseits keinen Hehl daraus, daß ihnen hin und wieder etwas Hypothetisches anhaftet, zumal wenn man in Betracht zieht, wie äußerst unvollkommen unsere Kenntnisse vor allem innerer mikrochemischer Vorgänge des Organismus sind. Doch werden wohl nähere, namentlich auch in chemisch-physikalischer Richtung aufgenommene Untersuchungen im großen und ganzen die geschilderten Resultate bestätigen, wenn sich auch bei weiterer Untersuchung noch Nachträge und Erweiterungen in feinere Einzelheiten notwendig machen werden.

Insbesondere wird es die Aufgabe zukünftiger Untersuchungen sein, festzustellen, in welchem Grade sich ein Einfluß der Schwankungen des osmotischen Druckes auf die morphologische Beschaffenheit geltend machen kann und von welchen Faktoren die Schwankungen des osmotischen Binnendruckes der Daphniden ausgelöst werden.

Die Vermutung liegt nahe, daß der Nachweis einer mehr oder minder direkten Beziehung zwischen osmotischem Binnendruck und Wachstumsvorgängen einen tiefgreifenden Einfluß auf unsere Vorstellung entwicklungsphysiologischer Geschehnisse hat. Insbesondere scheint eine Lösung dieser Fragen mit Hilfe physikalisch-chemischer Methoden, die eine Quelle neuer Erkenntnisse bieten, für diese Feststellungen von weittragendster Bedeutung zu sein. Könnte man doch dann mit Recht die Ergebnisse als Beispiele der Beeinflussung innerer Wachstumsgeschehnisse durch äußere Einflüsse ansehen.

Die vorliegende Arbeit stellt aber nur einen Teil des Gebietes dar, dessen Bearbeitung ich mir zum Ziele gesteckt habe. So sei es mir denn für weitere Untersuchungen vorbehalten, eine umfassende Darstellung der vorliegenden Materie, insbesondere in physikalischer und chemischer Hinsicht zu geben. Auch sollen sich fernere Untersuchungen auf andere Crustaceenarten ausdehnen, insbesondere ist zum Vergleich die Bearbeitung einiger mariner Crustaceen in Aussicht genommen.

In erster Linie aber werden mikrochemische Untersuchungen dazu angetan sein, eine weitere Klärung auf dem Gebiete der physiologischen Vorgänge im Körperinnern der Cladoceren herbeizuführen.

Leipzig, den 11. Juli 1914.

Literaturverzeichnis.

Agar, W. E., Transmission of environmental effects from parent to offspring in Simocephalus vetulus. Phil. Transactions of the Roy. Soc. of London, Series B, Vol. 203, 1913.

Bateson, W., Materials for the study of variation. London 1894.

Bernard, Claude, Introduction à l'étude de la Médecine expérimentale. Paris 1865.

Bernard, Claude, Leçons sur les phénomènes de la vie. 2. Aufl., 1.

Bert, P., Sur la cause de la mort des animaux d'eau douce qu'on plonge dans l'eau de mer et réciproquement. Compt. rendus, T. 97, 1883.

Bert, P., La mort des animaux d'eau douce que l'on immerge dans l'eau de mer. Compt. rendus. Soc. Biol., 23.

Brönsted, I. N. und **C. Wesenberg-Lund,** Chemisch-physikalische Untersuchungen der dänischen Gewässer nebst Bemerkungen über ihre Bedeutung für unsere Auffassung der Temporalvariation. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 1912.

Bruntz, Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes (Thèses de la Faculté des Sciences Univ. Nancy), 1903.

Cavara, F., Risultati di una serie di ricerche crioscopiche sui vegetali. Contribuzioni alla biologia vegetale, Vol. 4, (1905). (Cit. nach Bottazzi.)

Clausen, Landwirtschaftliche Jahrbücher 19, 1890.

Clauß-Grobben, Lehrbuch der Zoologie, Marburg.

Cuénot, L., Etudes physiologiques sur les Crustacées décapodes. Arch. de Biol., 13, 1895.

Dakin, J., Aquatic animals and their environment. The constitution of the external medium, and its effect upon the blood. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 1912.

Dernoschek, A., Studien über die Giftigkeit von Seewasser für Süßwassertiere. Diss. Bonn, 1911.

Dieffenbach, H. und **R. Sachse,** Biologische Untersuchungen an Rädertieren in Teichgewässern. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., Biol. Suppl., III. Serie, Heft 2, 1912.

Dohrn, H., Analecta ad historiam naturalem Astaci fluviatilis. Diss. inaug. Berolini 1861. (Zit. nach v. Fürth.)

Fürth, O. v., Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere.

Gajewski, Nadeschda, Über die Variabilität bei Artemia Salina. 1914 (im Druck). (Aus dem Zool. Laboratorium der Frauenhochschule zu Moskau.)

Gerstäcker, Crustaceen, in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 5. Bd., 1. Abt., 1879.

Gogorza, J., Influencia del aqua dulce en los animales marinos. Anm. Soc. Espana, H. N. Tomo 20. (Zit. nach v. Fürth.)

Goldschmidt, R., Einführung in die Vererbungswissenschaft. Leipzig 1913.

Gruvel, A., Contribution à l'Etude des Cirrhipèdes. Arch. Zool. exp. et gén., 3. Série, I., 1893.

Hardy, W. B. and **W. Mc. Dougall,** On the Structure and Functions of the Alimentary Canal of Daphnia. Proc. of the Cambridge Phil. Society, 8. Jan. 1893.

Heim, F., Etudes sur le sang des Crustacées Décapodes, suivies d'un essai sur le rôle des pigments. Ann. de la Soc. entom. de France, 61, 1892.

Henri und **Lalon,** Compt. rendus de l'Acad., 137, (1903).

Herbst, C., Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Tiere. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. 55, 1893.

Hertwig, O., Archiv f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsgeschichte, 1898.

Höber, Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe.

Hoff, van't, Vorlesungen.

Issakowitsch, A., Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden. Archiv f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsgeschichte, Bd. 69, 1907.

Issakowitsch, A., Es besteht eine zyklische Fortpflanzung bei den Cladoceren, aber nicht im Sinne Weismanns. Biol. Zentralblatt, Bd. 28, 1908.

Jolyet et **Regnard,** Recherches physiologiques sur la respiration des animaux aquatiques. Arch. de Physiol., 2. Série, Bd. 4, 1877.

Kerhervé, de, De l'apparition provoquée des éphippies chez les Daphnies (Daphnia magna). Mém. soc. Z. France, Tome 5, 1892.

Kerhervé, de, De l'apparition provoquée des males chez les Daphnies. Mém. soc. Z. France, Tome 8, 1895.

Kirch, Das Glykogen in den Geweben des Flußkrebses. Inaug.-Diss., Bonn 1886. (Zit. nach v. Fürth.)

Klebs, G., Zur Physiologie der Fortpflanzung. Biol. Zentralbl., Bd. IX, 1889—90.

Klebs, G., Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.

Klebs, G., Über Probleme der Entwicklung. Biol. Zentralbl., Bd. XXIV, 1904.

Kohl, F. G., Untersuchungen über das Karotin und seine physiologische Bedeutung in der Pflanze. Leipzig 1902.

Krätzschmar, H., Über den Polymorphismus von Anuraea aculeata Ehrbg. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., Bd. I, 1908.

Kühn, Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren. Archiv f. Zellforschung, Bd. I, Heft 4.

Kurz, Über androgyne Mißbildung bei Cladoceren. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch., Wien 12. Febr. 1874, Bd. 69.

Kuttner, Olga, Untersuchungen über Fortpflanzungsverhältnisse und Vererbung bei Cladoceren. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 1910.

Lankester, Über das Vorkommen von Hämoglobin in den Muskeln der Mollusken und die Verbreitung desselben in den lebendigen Organismen. Pflügers Archiv, 4, 1871.

Loeb, Jacques, Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere. II. Organbildung und Wachstum, 1892.

Loeb, Jacques, Über die Ähnlichkeit der Flüssigkeitsresorption in Muskeln und in Seifen. Pflügers Archiv, Bd. 75, 1899.

Loeb, Jacques, Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906.

Loeb, Jacques, Über die relative Giftigkeit von destilliertem Wasser, Zuckerlösungen und Lösungen einzelner Bestandteile des Seewassers für Seewassertiere. Pflügers Archiv, Bd. 97.

Lubbock, Sir John, An account of the two methods of reproduction in Daphnia and of the structure of the ephippium. Phylosoph. Transact. of Royal Soc. London, V, 1857.

Macallum, Proc. Roy. Soc., Ser. B, Vol. 82. (Zit. nach Dakin.)

Maupas, Sur la multiplication et la fécondation de l'Hydatina senta. Compt. rend., T. III, 61, 1890.

Maupas, Sur le determinisme de la sexualité chez l'Hydatina senta. Compt. rend., T. 113, 1891.

Nußbaum, M., Geschlechtsentwicklung bei Polypen. Sitzungsber. d. Niederrhein. Gesellschaft f. Natur- u. Heilkunde, Bonn, 12. Febr. 1892.

Nußbaum, M., Entstehung des Geschlechts bei Hydatina. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 49.

Ostwald, Wo., Theoretische Planktonstudien. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. 18.

Overton, Verhandl. d. physikal.-med. Gesellschaft zu Würzburg, N. F., 36, 1904.

Papanicolau, Georg, Über die Bedingungen der sexuellen Differenzierung bei Daphniden. Biol. Zentralbl., Bd. 30, 1910.

Papanicolau, Georg, Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse bei Daphniden (Simocephalus vetulus und Moina rectirostris var. Lilljeborgii). Biol. Zentralbl., Bd. XXX, 1910.

Pauli, Wo., Die physikalischen Zustandsänderungen der Eiweißkörper. Pflügers Archiv, Bd. 78, 1899.

Pfeffer, Osmotische Untersuchungen. Leipzig 1877.

Phillipson, Sur l'adaption d'Anodonta cygnea à l'eau de mer. Arch. int. de Physiol., 1910.

Plateau, F., Recherches sur les Crustacées d'eau douce de Belgique. (Zit. nach v. Fürth.)

Plateau, F., Recherches physico-chimiques sur les Articulés aquatiques. (Zit. nach v. Fürth.)

Quinton, Compt. rendus de l'Acad. 131, 952, (1900). (Zit. nach Hoeber.)

Rühe, F. E., Notiz über die Antennendrüse der Cladoceren. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 1910.

Samter, M. und **Heymons, R.,** Die Variationen bei Artemia salina Leach. und ihre Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Abhandl. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wissensch., 1902.

Scharfenberg, U. v., Studien und Experimente über die Eibildung und den Generationszyklus von Daphnia magna. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., Biol. Suppl., 1911.

Schmankewitsch, Wl., Einige Krebse der Salzseen und süßen Gewässer und ihr Verhältnis zu dem sie umgebenden Elemente. Schriften der neuruss. Gesellschaft der Naturforscher, Bd. III, Heft 2, 1875.

Schmankewitsch, Wl., Über das Verhältnis der Artemia salina zur Artemia Mühlhaus. und dem Genus Branchipus. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Supplementbd. 25, 1875.

Schulze, P., Studien über tierische Körper der Karotingruppe. I. Insecta. Sitzungsber. d. Gesellsch. naturforsch. Freunde, Berlin, 1913.

Spencer, H., Die Prinzipien der Biologie. Deutsch v. B. Vetter, 1876.

Transehe, N. v., Studien über Temperaturwirkungen auf Daphnia magna, mit besonderer Berücksichtigung der Anpassungserscheinungen. Diss., Leipzig 1913.

Vernon, H. M., The effect of environment on the development of Echinodermlarvae. Aus der Zool. Stat. zu Neapel. Phil. Transactions 186, B. 1895. (Zit. nach v. Fürth.)

Wagler, E., Faunistische und biologische Studien an freischwimmenden Cladoceren Sachsens. Zoologica, Heft 67, 1912.

Walther, J., Bionomie des Meeres. Jena 1893.
Weismann, A., Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. Leipzig 1876—79.
Wesenberg-Lund, C., Grundzüge der Biologie und Geographie des Süßwasserplanktons nebst Bemerkungen über Hauptprobleme zukünftiger limnologischer Forschungen. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., Biol. Suppl., 1. Serie, 1910.
Wolf, E., Die Fortpflanzungsverhältnisse unserer einheimischen Copepoden. Zool. Jahrb. Syst., Bd. 22, 1905.
Woltereck, R., Über natürliche und künstliche Varietätenbildung bei Daphnia. Verhandl. d. deutschen zool. Gesellsch., 1908.
Woltereck, R., Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. Verhandl. d. deutschen zool. Gesellsch., 1909.
Woltereck, R., Über die Veränderung der Sexualität bei Daphniden. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., Bd. IV, Heft 1 u. 2, 1911.
Woltereck, R., Über Funktion, Herkunft und Entstehungsursachen der sogen. „Schwebe-Fortsätze" pelagischer Cladoceren. Zoologica, Heft 67, 1913.
Zopf, W., Über das mikrochemische Verhalten von Fettfarbstoffen und fettfarbstoffhaltigen Organen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Mikroskopie, 1889.
Zopf, W., Beiträge zur Physiologie und Morphologie niederer Organismen. 3. Heft, Leipzig 1893.
Zopf, W., Über Produktion von karotinartigen Farbstoffen bei niederen Tieren. 1893.

Anmerkungen.

1. Für Daphnia magna ist das Vorhandensein einer Antennendrüse von Rühe endgültig festgestellt worden. Rühe zitiert auch die Versuchsergebnisse von Bruntz über Maxillen- und Antennendrüsen der Cladoceren, als dessen wichtigste Konstatierung mir im Zusammenhang diese zu sein scheint: „Mes préparations me conduisent à considérer ces formations (Antennendrüsen) comme des organes excréteurs clos, représantant par conséquant un rein d'accumulation ou de transformation."

Der Vermutung, daß die Schalendrüse als eine Art Niere funktioniert, gibt Grobben gelegentlich der Besprechung der Phyllopoden Ausdruck mit den Worten: „Als Exkretionsorgan tritt die am zweiten Maxillarsegmente ausmündende, in die Schale eingelagerte

sogenannte Schalendrüse auf." Bei niederen Crustaceen soll nach der Angabe Fürths bisweilen auch der Darm die Funktionen einer Niere übernehmen.

2. Diesem Faktor scheint mir bei einigen Autoren nicht in genügendem Maße Rechnung getragen worden zu sein. Es ist doch klar, daß, wenn man die Tiere z. B. in einem dunklen Eisschrank hält, sich die assimilatorischen Verhältnisse sehr ändern müssen. Wird ja auch die pflanzliche Nahrung, die zum größten Teil vom Licht abhängig ist und ihrerseits mittelbar den Ernährungszustand der Daphniden bestimmt, in umfangreichem Maße in Menge und Zusammensetzung geändert.

3. Zum besseren Vergleich mit den Resultaten anderer Autoren sind die Werte der Gefrierpunktserniedrigungen jeweils umgerechnet in Atmosphärendruck. Die „molekulare Gefrierpunktserniedrigung" für Wasser beträgt $\Delta = -1{,}85^0$ C. Es entspricht nun diese Gefrierpunktserniedrigung einem osmotischen Druck von 22,4 Atmosphären, oder — anders gesprochen — eine Depression von $-0{,}01^0$ C hat den Wert von 0,121 Atm. Mit Hilfe dieser Tatsache sind die Atmosphärendrucke in den Tabellen berechnet. Sie sind stets auf die erste Dezimale abgerundet.

Dieser Atmosphärendruck entspricht also nur der mit der vorliegenden Methode bestimmbaren Gefrierpunktserniedrigung und ist nicht direkt identisch mit dem gesamten, im Innern des Tieres herrschenden Binnendruck, der aus einer Anzahl verschiedener Drucke resultiert. Er ist aber die Hauptkomponente des Binnendruckes und auch ausschlaggebend für denselben.

Es ist zu erwägen, daß mit der Methode nur der bei der Schmelztemperatur vorhandene osmotische Druck zu bestimmen ist. Wir wissen durch Pfeffers bahnbrechende Untersuchungen aber, daß sich der osmotische Druck mit Änderungen der Temperatur auch verändert. Leider ist es bei einer physiologischen Flüssigkeit, wie sie das Blut darstellt, nicht angängig, nach dem Gesetz von Gay-Lussac, die Größe des Druckes auf die Wassertemperatur umzurechnen, da die in der organischen Flüssigkeit enthaltenen Elektrolyte sich bei den verschiedenen Temperaturgraden auch in verschiedener Dissoziation befinden.

Auch muß man natürlich bei Beurteilung des Binnendruckes scharf unterscheiden zwischen der Turgeszenz eines Körpers infolge des Binnendruckes der ihn zusammensetzenden Zellen und dem os-

motischen Druck infolge des Binnendruckes, den die freie Flüssigkeit im Körperinnern ausübt. Für Daphnia kommt hauptsächlich nur der letztere Druck in Betracht, da bei den Daphniden der Druck in den abgeflachten Hypodermiszellen wohl nur eine untergeordnete Rolle spielt. Auch bestimmen nicht sie, sondern der starre Chitinpanzer die Körperform des Tieres. Nur während der Häutung und zur Zeit der Embryonalentwicklung kann die Zellturgeszenz auf die Körpergestalt mitbestimmend sein. Ihr Einfluß scheint aber unwesentlich zu sein.

4. Die Einwirkung höherer Temperaturen auf Daphniden und deren Resistenzfähigkeit ist in neuerer Zeit von Transehe schon einmal untersucht worden. Als das für Daphnia magna kritische Temperaturgebiet wurde von ihm das Temperaturintervall von $+35^0$ C bis $+41^0$ C festgestellt. Für die Lebensdauer der Tiere bei bestimmten Temperaturen macht auch Transehe den Ernährungszustand verantwortlich, und zwar in dem Sinne, daß bei plötzlicher Überführung sich hungernde Tiere außerordentlich viel resistenzfähiger gegen hohe Temperaturen erweisen als gut gefütterte Daphniden. Mit der Zunahme der Nahrung sank bei seinen Tieren die Lebensdauer bei hohen Temperaturen ($+38^0$ C) ganz beträchtlich; es ließ sich allerdings eine langsame Gewöhnung an eine reichliche Nahrung nachweisen, insofern „als die Lebenszeit bei längerem Aufenthalt (unter günstigen Nahrungsverhältnissen) deutlich wieder ansteigt". Auch ließ sich feststellen, daß „Daphniden durch termische Vorbehandlung mit nicht deletären Temperaturen experimentell an höhere Temperaturen angepaßt werden können".

Agar konstatierte als die Wirkung dauernd einwirkender hoher ($+28{,}5^0$ C bis $+31{,}5^0$ C) Temperaturen eine beträchtliche Längenreduktion, aber bei Verminderung der Zahl der abgesetzten Jungtiere einer Brut eine wesentliche Entwicklungsbeschleunigung. Kulturen, die in Klebsscher Lösung gehalten wurden, zeigten im Anfange eine deutliche Reduktion der Länge.

Ohne einer späteren Feststellung vorgreifen zu wollen, scheint mir doch der Grund dieser Verschiedenartigkeiten zum Teil mit in dem bei schwankenden Temperaturen veränderten Binnendruck zu liegen.

5. Die Messungen wurden nach der von Woltereck eingeführten Methode mit Hilfe des Okularmikrometers vorgenommen. Es ist zu beachten, daß die jeweils über dem Bruchstrich stehende Zahl die senkrechte Entfernung der höchsten Kopfkrümmung von der Ver-

bindungslinie: Rostrum bis zur Mitte zwischen den Ansatzstellen des zweiten und dritten Antennenmuskels bedeutet (s. i. d. Fig. K. L.). Die unter dem Bruchstrich stehende Zahl ist der Wert des Abstandes von dieser Linie bis zum hinteren Ende der Schale; dieser letztere Punkt wird durch Abrundung der Stelle, wo die Spina ansetzt, gefunden. Beide Zahlen addiert, ergeben also die Gesamtlänge des Tieres. Die Maßeinheit ist μ.

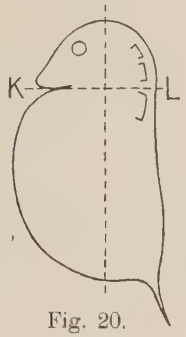

Fig. 20.

6. Nach Wolterecks Untersuchungen sind im allgemeinen die Eier und Jungtiere der kalt gehaltenen Daphniden größer als die rascher gebildeten Eier und Embryonen der Wärmetiere. Das gleiche gilt auch für andere Organismen.

7. Es sind eine Reihe von Kulturen bei konstant gehaltenen Temperaturunterschieden in Aussicht genommen. Eine bereits angesetzte Kultur ging leider durch einen Zufall zugrunde.

8. Es liegt die Vermutung nahe, daß dies Säuren oder Glyzerin sind. Kolloide können es ebensowenig wie emulgierte Fette sein, da sie ja keine auffallende Depression bewirken. Denn kolloidale Lösungen zeigen keinerlei bemerkenswerte Eigenschaften, die mit dem osmotischen Druck in Zusammenhang zu bringen wären, da jedes kolloidale Teilchen ja im Vergleich zu den bei der gleichen Konzentration sich frei bewegenden Molekülen einer Lösung ungeheuer viel größer ist, mithin die Gefrierpunktserniedrigung bei den zur Verfügung stehenden Methoden unmeßbar gering wird.

9. Auch Ostwald beobachtete bei Hungerformen einen Abortus der Eier.

10. Wagler, der lange Zeit Daphniden züchtete, konnte konstatieren, daß seine Tiere auf schlechte Ernährung sehr rasch mit einer Einbuchtung der Stirn; einem „Hungerknick" reagierten; er hält diese

Erscheinung für „so charakteristisch, daß man nach ihr den Ernährungszustand der Kultur beurteilen kann". Diese Eigentümlichkeit hält Wagler auch in systematischer Hinsicht für wichtig: „Die Tiere, die sich im Optimum der parthenogenetischen Fortpflanzung befinden, haben immer ein mehr gerades Profil als die alten Weibchen, die kaum noch Eier zu produzieren imstande sind. Die als variatio cavifrons beschriebenen Daphniden sind meiner Ansicht nach in der Mehrzahl der Fälle solche alte Weibchen aus dem Spätherbst."

Auch auf den Modus der Bewegung scheint sich der Einfluß von ungünstigen Bedingungen wie Hunger und Kälte geltend zu machen, und zwar in dem Sinne, daß die Fortbewegung unter günstigen Lebensbedingungen (bei reichlicher Ernährung und optimaler Temperatur) eine raschere ist, unter ungünstigen Verhältnissen aber langsamer und ruckweiser vor sich geht. Diese Erscheinung beruht aber sicherlich nicht auf der Viscosität des Wassers, wie manche Forscher annehmen. Das konnte Woltereck zeigen. „Temperaturänderungen haben für die Ortsbewegung der Cladoceren im wesentlichen nur die Bedeutung, daß in kühlerem Wasser die Bewegungen langsamer sind als in wärmerem. Infolgedessen sinken die — lebendigen! — Tiere in kaltem Wasser rascher als in warmem, obwohl sie das Umgekehrte tun sollten aus Rücksicht auf die Viscositätsänderung."

Aus den vorausgehenden und den folgenden Ergebnissen scheint zu erhellen, daß die langsamere Bewegung genau wie auch der Hungerknick eine Folge geringerer Assimilationsintensität und damit geringeren Druckes ist.

11. Nach persönlichen Mitteilungen des Herrn Dr. Wagler ist es diesem in neuester Zeit gelungen, einen direkten Zusammenhang zwischen Helmhöhe und Konzentration des Wassers zahlenmäßig in dem Sinne festzustellen, daß stärker konzentrierte Wässer Populationen mit relativ kürzerem Helm aufweisen als solche mit schwächerem Salzgehalt. Die Arbeit wird Ende des Jahres 1914 erscheinen.

12. Ähnliche Aufquellungen der Schale wurden auch bei Daphniden beobachtet, wo sie sich beim Übersetzen der Tiere aus dichteres in dünneres Milieu nachweisen ließen (Woltereck).

13. Ohne mich auf nähere Einzelheiten einlassen zu wollen, darf ich doch verweisen auf die Annahme, daß das Eiweiß mit den Jonen des äußeren umfließenden Salzmediums lockere Vereinigungen, sogenannte Additionsverbindungen, eingehen kann, worauf zuerst

W. Pauli und J. Loeb aufmerksam machten. Letzterer gelangte auf Grund seiner Forschungen zu der Annahme von Salzjonen-Eiweißverbindungen im Plasma. Es können sich also Eiweißsalze bilden, die, wie Höber ausführt, vielleicht ähnlich wie anorganische Salze dissoziiert sind.

Dernoscheck, in der Meinung, daß es sich um physikalisch-chemische Adsorptions-Vorgänge handelt, führt aus: „Man könnte z. B. annehmen, daß die Eiweißstoffe in den Zellen der Süßwasserorganismen die in dem sie umgebenden Medium im Überschuß enthaltenen Salze aufspeichern (adsorbieren, als Folge dieser anomalen Salzaufnahme sind nun aber nachdrücklich physikalische und chemische, z. B. kolloidchemische, Veränderungen im Stoff- und Kraftwechsel des Organismus anzunehmen. Erreicht diese adsorbierte Salzmenge gewisse kritische Quantitäten, so sind die normalen regulatorischen Fähigkeiten des Organismus nicht mehr imstande, einen Ausgleich der veränderten physikalisch-chemischen Bedingungen herbeizuführen und ein Fortbestehen der Lebensfunktionen zu gewährleisten.

Unter den Autoren der neuesten Zeit ist u. a. Phillipson als Vertreter der Anschauung einer rein osmotischen Theorie der Anpassung zu nennen. Auf Grund seiner Anpassungsversuche von Anodonta cygnea an Meerwasser entwickelte er die Ansicht, daß sich die Anpassung an konzentrierte Lösungen durch allmähliches Hineindiffundieren von Salzen des äußeren Mediums in das Innere des Organismus vollzieht. Anpassung wäre seiner Anschauung nach also gleichbedeutend mit Herstellung einer Isotonie zwischen äußerem und innerem Milieu.

14. Bei Pflanzensäften hat zuerst Cavara mit Hilfe der kryoskopischen Methode durch systematische Untersuchungen die große Verschiedenheit aufgedeckt, die dem osmotischen Druck nicht nur bei verschiedenen Pflanzentypen, sondern auch bei ein und derselben Pflanze eigen ist. Ungleichartige Entwicklungsphasen, abgeänderte Lebensbedingungen, verschiedene Tätigkeit der Organe usw. beeinflussen hier den Wert des osmotischen Druckes in weitestem Maße.

15. Dem Einwand, den Wesenberg-Lund gegenüber dieser Meinung erhebt, die in erster Linie reichliche Ernährung als wichtigstes Agens der Saisonvariation ansieht, indem er für das „gleichzeitige und plötzliche Auftreten ganz verschiedener Saisonvarietäten" diese Erklärung als hinfällig erachtet, ist nach dem Angeführten da-

mit zu begegnen, daß trotz guter Nahrungsverhältnisse bei den einzelnen Tieren infolge verschiedenen physiologischen Zustandes auch weitgehende Verschiedenheiten des Binnendruckes nachzuweisen sind. Wagler sagt: „Die in der heißesten Jahreszeit (Juli) lebenden niedrigköpfigen Tiere sind teils sehr alte Weibchen, teils solche von hoher Generationszahl, die nach der Geschlechtlichkeit zu mäßiger Parthenogenese übergegangen sind oder ohne geschlechtlich zu werden, die „Depression" überdauern. Beiderlei Tiere können erneut erhöhte Vitalität zeigen" (Woltereck).

16. Daß eine verschiedene Qualität der Subitaneier, die auch äußerlich in der Färbung der Eier zum Ausdruck kommt, für die aus ihnen hervorgehenden Tiere charakteristisch sein kann, zeigte Papanicolau an Moina. Dieses Tier hat — wie übrigens auch pelagische Daphniarassen — Subitaneier, die eine violette, blaue oder trübe Farbe aufweisen, mit allen möglichen Übergängen von einer Farbe zur anderen. Jeder Farbe kommt nun eine besondere Bedeutung für die Art der sich daraus entwickelnden Tiere zu: „Aus den violetten Eiern entwickeln sich bei unveränderten äußeren Bedingungen fast ohne Ausnahme parthenogenetische Weibchen. Im Gegensatz dazu gehen die aus blauen Eiern stammenden Weibchen meistens zur Dauereibildung über . . . Was die Männchen betrifft, so stammen sie vor allem aus violett-blauen Eiern, sie treten also nach den parthenogenetischen und vor den geschlechtlichen Weibchen auf." Die trüben Eier lassen Tiere aus sich hervorgehen, die häufig abnorm sind oder aber schon frühzeitig absterben. Papanicolau zieht nun den interessanten Schluß für Moina: „Die trübe Färbung zeigt also, daß die Tiere, von denen sie abstammen, erschöpft sind und ihre Lebenskraft verloren haben. Wenn man nun das Auftreten dieser verschiedenen Färbungen im Ablauf eines Zyklus verfolgt, so sieht man, daß es nicht nur vom Generationsalter, d. h. von der Zahl der Generationen, sondern auch vom Individuenalter, nämlich von der Zahl der vorausgegangenen Würfe abhängig ist. In der ersten Generation sind zumeist alle Gelege violett gefärbt; in der zweiten pflegen die letzten Gelege violett-blau, blau oder gar verfärbt zu sein. Mit Zunahme des Generationsalters tritt die Eiverfärbung in immer früheren Gelegen ein, bis schließlich bei der Endgeneration schon das erste Gelege das Zeichen der Generation erkennen läßt."

17. Nebenbei sei hier noch einer von Wagler schon eingehend gewürdigten Erscheinung gedacht, die das Sinken des osmotischen

Druckes mit steigender Generationszahl offensichtlich zu machen scheint. Untersucht man nämlich eine Population fortlaufend, so bemerkt man, daß schon die Nachkommen der ersten Ex-Ephippiogeneration nicht mehr die durchschnittliche Größe ihrer Eltern erreichen, und auch deren folgende Bruten erreichen ihrerseits wieder im Mittel nicht die Größe der Muttertiere. „Es besteht schließlich ein bedeutender Unterschied in der Größe der ersten und letzten Generation." Wagler glaubt diese Verschiedenheit auf zwei Faktoren zurückführen zu können, einmal auf „gesetzmäßige Änderungen innerhalb der Reaktionsnorm", und zweitens auf äußere verschiedene Reaktionsbedingungen, nämlich auf Einflüsse von Nahrung, Temperatur usw.

M. E. scheidet Nahrung bei Waglers Erklärung als ein für die Größe allein ausschlaggebender Faktor aus. Hat es sich ja gezeigt, daß der Binnendruck der Daphniden weitgehend von der Nahrung abhängig ist, und zwar in dem Sinne, daß reichere Nahrung einen höheren Blutdruck, geringere Ernährung einen schwächeren Binnendruck und damit auch geringere Größe im Gefolge hat. Es müßte also nach Waglers Erklärung die Nahrung immer spärlicher werden — deduktiv geschlossen —, weil ja die Größe der Tiere abnimmt. Diese Größenabnahme hat aber eben ihren Grund in der „Reaktionsnorm" der betreffenden Rasse; es steht fest, daß Tiere gleicher Generation und gleichen Wurfes in ihrer Reaktionsfähigkeit vollständig gleich sind, während die Reaktionsfähigkeit verschiedener Generationen und Würfe sich in bestimmter Weise ändert.

Wahrscheinlich findet diese Änderung ihren Ausdruck auch in einem etwas verschiedenen Binnendruck; es ist mir das nachzuweisen aber nicht gelungen.

Auch Woltereck fand, daß in verschiedenen Generationen der innere Faktor der Helmbildung, „die Helmpotenz", bei gleichen Milieubedingungen mit ganz verschiedener Intensität reagiert.

Auch die Tatsache, daß Dauereier schon kurz nach dem Beginn der parthenogenetischen Fortpflanzung bei einzelnen Tieren auftreten können, und daß man unter natürlichen Bedingungen Ephippialweibchen von D. magna und pulex fast jederzeit finden kann, spricht dafür, daß innere, von äußeren Einflüssen wenig berührte Momente für die Eibildung in Betracht kommen.

18. Der Vermutung, daß zwischen den variablen körperlichen Eigenschaften und dem Verhalten der Geschlechtsmerkmale eine

weitgehende Übereinstimmung vorwalten müsse, gab Woltereck zuerst in deutlicher Weise Ausdruck. „Ich habe vor allem das Verhalten der variablen Helmhöhe mit demjenigen der Sexualität verglichen und eine sehr ähnliche Abhängigkeit beider Merkmale von der Assimilationsstufe einerseits und von der Generations- und Wurfzahl andererseits konstatiert. Am auffallendsten ist wohl die Ähnlichkeit in der Periodizität der Kopfhöhe und der Sexualität."

19. Es ist in diesem Zusammenhang nicht uninteressant, auf eine von Klebs, der von der Untersuchung des Generationswechsels beim Wassernetz (Hydrodictyon) ausgehend, den Einfluß der Ernährungs- und Wachstumsbedingungen auf die Vermehrung studierte, gemachte Beobachtung einzugehen. Auch bei diesen niederen Wasserpflanzen glaubte man, daß der Turnus der geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Vermehrung ein bestimmter sei, der durch äußere Verhältnisse in seinem Ablauf unbeeinflußbar sei. Klebs und nach ihm noch andere Forscher zeigten, daß es einen bestimmten, festgelegten Entwicklungsgang nicht gibt. „Das wichtigste Ergebnis meiner Untersuchung besteht darin, daß das Wassernetz keinen bestimmten, auf inneren Gründen beruhenden Wechsel von geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Generationen zeigt, daß überhaupt keine besonderen Generationen, sei es der einen oder anderen Fortpflanzungsform, existieren, vielmehr besitzt jede Zelle des Netzes die Anlage für beide Formen, und über das jedesmalige Eintreten derselben entscheiden die äußeren Bedingungen."

20. Daß im Freien das Auftreten großer Quantitäten der Nahrung im engen Zusammenhang steht mit der Helmausbildung, konnte neuerdings durch Untersuchungen am Zuger und Mansfelder See (Lantsch, Colditz) wiederum bestätigt werden. Etwa im Monat Mai beginnt im See gleichzeitig mit der Ausbildung einer Sprungschicht auch eine Schichtung der Zwergalgen einzusetzen, verbunden gleichzeitig mit einer enormen Vermehrung. Das ist aber auch der Zeitpunkt, zu dem der Habitus der sich von diesen Algen nährenden Organismen wesentlich verändert. Lange Hörner und hohe Rücken treten bei den Bosminen auf. Die Daphniden zeigen hohe Helme. Daß für die Helmbildung aber die Temperatur allein absolut nicht maßgebend sein kann, dafür spricht die Tatsache, daß man im Freien im warmen Spätsommerwasser oft Tiere mit niedrigeren Köpfen findet, als der Vergleich der Temperatur mit der des Hochsommers erwarten ließe. Insbesondere aber zeigten Wolterecks experimen-

telle Untersuchungen, daß die Helmhöhe von der Assimilationsintensität und nicht von der Temperatur allein abhängig ist.

21. Ich vermute, daß aller Wahrscheinlichkeit nach sich mit dem Heranwachsen der Tiere ein langsamer Zuwachs des osmotischen Druckes einstellt. Für eine Zunahme des Druckes bei den Jungtieren (etwa bis zur vierten Häutung) würde meiner Meinung nach die Annahme sprechen, daß zum Sprengen des Panzers und nach der jeweils folgenden Volumenzunahme, die offenbar kurz nach der Häutung unter Wasseraufnahme vor sich geht, zur Erreichung des Druckes, der nötig ist, um den neuen, wahrscheinlich stärkeren Panzer wieder zu sprengen, stets ein im Verhältnis zum bisher erzeugten Binnendruck größerer Druck für die größere Kraftleistung notwendig wird.

22. Vielleicht liegt eine Bestätigung dieser Annahme auch in der Erscheinung, daß nach Ausbildung eines Ephippiums ein Weibchen sich mitunter bei einigermaßen ausreichender Ernährung wieder parthenogenetisch fortpflanzt.

LEBENSLAUF.

Der Verfasser vorliegender Arbeit, Hans Hugo Fritzsche, evang.-luth. Konfession, wurde am 14. Juli 1891 als Sohn des Kaufmanns Ernst Hugo Fritzsche in Leipzig geboren. Er besuchte hier die II. Höhere Bürgerschule und trat Ostern 1902 in die Petrischule (Städtisches Realgymnasium) über. Ostern 1911 verließ er dieselbe mit dem Zeugnis der Reife, um sich dem Studium der Naturwissenschaften, insbesondere demjenigen der Zoologie, zu widmen. Er bezog die Universität Leipzig und Freiburg i/B. Den Sommer 1913 unterbrach ein kurzer Aufenthalt an der Dänischen Biologischen Süßwasserstation Hilleröd.

Im Sommersemester 1914 wurde Verfasser von einem Hohen Königlichen Ministerium des Kultus und Öffentlichen Unterrichts mit der Verwaltung einer Assistentenstelle am Zoologischen Institut der Universität Leipzig betraut. Er erhielt den Auftrag, den makroskopischen Kursus (täglich von Montag bis Sonnabend) für Studierende abzuhalten.

Es ist dem Verfasser liebe Schülerpflicht, allen Lehrern, die durch Wort und Tat seine Ausbildung fördern halfen, an dieser Stelle den besten Dank zum Ausdruck zu bringen.